

THÈSES

présentées à la

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

par

M^{me} Marie-Louise BALESDENT

1^{re} Thèse : Recherches sur la sexualité et le déterminisme des
caractères sexuels d'*Asellus Aquaticus* Linné
(Crustacé Isopode)

2^e Thèse : Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le 26 Juin 1964 devant la Commission d'examen

Jury :

M. A. VEILLET, Président

MM. J. GAYET, Examineurs

B. CONDE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSES

présentées à la

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

pour l'obtention du grade de

DOCTEUR ÈS.SCIENCES NATURELLES

par

M^{me} Marie-Louise BALESDENT



1^{re} Thèse : Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus Aquaticus* Linné (Crustacé Isopode)

2^e Thèse : Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le 26 Juin 1964 devant la Commission d'examen

Jury :

M. A. VEILLET, Président

MM. J. GAYET, Examineurs

B. CONDE

Doyen : M. AUBRY

Assesseur : M. GAY

Doyens Honoraires : MM. CORNUBERT, DELSARTE, URION

Professeurs Honoraires :

MM. CROZE, RAYBAUD, LAFFITTE, LERAY, JOLY, LAPORTE, EICHHORN, CAPELLE, GODEMENT, DUBREIL, L. SCHWARTZ, DIEUDONNÉ, DE MALLEMANN, LONGCHAMBON, LETORT, DODÉ, GAUTHIER, GOUDET, OLMER, CORNUBERT, CHAPELLE, GUÉRIN, CHEVALLIER, WAHL.

Maîtres de Conférences Honoraires :

MM. RAUX, LIENHART, PIERRET.

Professeurs :

MM.		MM.	
URION	Chimie biologique.	SCHWARTZ	Exploitation minière.
DELSARTE	Analyse supérieure.	GAYET	Physiologie.
ROUBAULT	Géologie.	MANGENOT	Phytopathologie.
VEILLET	Biologie animale.	MALAPRADE	Chimie.
ECHEVIN	Botanique.	HADNI	Physique.
BARRIOL	Chimie théorique.	BONVALET	Mécanique physique.
BIZETTE	Physique.	M ^{me} ROIZEN	Physique.
GUILLIEN	Electronique.	KERN	Minéralogie.
GIBERT	Chimie physique.	BASTICK	Chimie.
LEGRAS	Mécanique rationnelle.	DUCHAUFOR	Pédologie.
BOLFA	Minéralogie.	NEEL	Chimie ind. organique.
NICLAUSE	Chimie.	GARNIER	Agronomie.
FAIVRE	Physique appliquée.	WEPPE	Minéralogie appliquée.
AUBRY	Chimie minérale.	BERNARD	Géologie appliquée.
DUVAL	Chimie.	CERF	M. M. P.
COPPENS	Radiogéologie.	CHAMPIER	Physique.
FRUHLING	Physique.	RÉGNIER	Physico - Chimie.
SUHNER	Physique expérimentale	GAY	Chimie biologique.
HILLY	Géologie.	WERNER	Botanique.
LE GOFF	Génie chimique.	CONDÉ	Zoologie.
CHAPON	Chimie biologique.	STEPHAN	Zoologie.
HEROLD	Chimie industrielle.	ÉYMARD	Cal. dif. et int.
		LEVISALLES	Chimie organique.

Maîtres de Conférences et Professeurs sans Chaire :

MM.

GOSSE Génie chimique.

ROCCI Géologie.

VUILLAUME Psychophysiologie.

PLAN Mécanique physique.

M^{me} BASTICK Chimie M.P.C. Epinal.

GUDEFIN Physique.

HORN Physique.

FRENTZ Biologie animale.

M^{me} HERVÉ Math. (propédeutique).

AUROUZE Géologie.

MARI Chimie I.S.I.N.

LAFON Physique I.S.I.N.

FELDEN Physique théor. et nucl.

FLECHON M.P.C. Epinal.

VIGNES Physique (Mines).

M^{lle} HUET Math. (S.P.C.N.)

Secrétaire Principal : C. CARON

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
--------------------	---

PREMIERE PARTIE

Généralités

CHAPITRE I. POSITION SYSTEMATIQUE

POSITION SYSTEMATIQUE	7
I. — Définition zoologique.	
II. — Formes épigées lorraines.	
III. — Leur détermination pour le biologiste.	
IV. — Races et polymorphisme.	
V. — Conclusion.	

CHAPITRE II

BIOLOGIE GENERALE	11
I. — Morphologie.	
II. — Ecologie.	
a) Caractères communs aux différents biotopes ;	
b) Diversités des biotopes ;	
c) Limites de la zone d'habitat et migrations de populations.	
III. — Ethologie.	
IV. — Parasites et épibiontes.	

CHAPITRE III

METHODES DE RECOLTE, D'ELEVAGE, D'EXAMEN	15
I. — Récolte du matériel	15
A. — Choix des stations de pêche.	
B. — Liste des stations.	
C. — Méthodes de récolte.	
II. — Elevages	17
A. — Types d'élevage.	
B. — Conditions.	
III. — Méthodes générales d'examen	18
A. — Examen sur le vivant.	
1°) Observations dans la nature.	
2°) Observations au laboratoire.	
3°) Mesures sur le vivant.	
4°) Anesthésie.	
B. — Techniques de préparation <i>post-mortem</i> .	
1°) Pièces du squelette externe :	
a) à partir des exuvies ;	
b) à partir des animaux.	

- 2°) Organes internes :
- a) préparation d'appareils génitaux après coloration et montage *in toto* ;
 - b) coupes histologiques.
- C. — Mesures - Dessins - Photographies.

DEUXIEME PARTIE

Sexualité d'*Asellus aquaticus*

CHAPITRE I

APPAREILS GENITAUX INTERNES	25
I. — Différenciation sexuelle	25
A. — Sexe génétique - Garniture chromosomique.	
B. — Différenciation sexuelle des gonades juvéniles.	
II. — Appareil génital interne du mâle	26
A. — Position et morphologie.	
B. — Testicules - Cellules pariétales et spermatogénèse.	
C. — Voies génitales et cellules glandulaires annexes.	
1°) Les canaux déférents.	
2°) Les vésicules séminales.	
3°) Les cellules glandulaires annexes :	
a) glandes de la vésicule séminale ;	
b) glandes androgènes.	
III. — Appareil génital interne de la femelle	31
A. — Position et morphologie.	
B. — Structure des ovaires et cycles sexuels.	
1°) La paroi.	
2°) La lignée germinale :	
a) processus de l'ovogénèse ;	
b) ovogénèse et cycles sexuels.	
3°) Les cellules ovariennes différentes des éléments de la lignée germinale :	
a) cellules protectrices ;	
b) cellules folliculaires.	
C. — Oviductes, formations annexes et cycles sexuels.	
1°) Oviductes.	
2°) Poche temporaire de l'oviducte :	
a) description ;	
b) interprétation et dénomination.	
3°) Glande de l'orifice génital.	

CHAPITRE II

CARACTERES SEXUELS EXTERNES	41
I. — Variants sexuels	41
A. — Le corps.	
B. — Les appendices.	
II. — Appareil génital externe mâle	43
A. — Morphologie.	

B. — Mécanisme de fonctionnement.	
C. — Développement.	
III. — Caractères sexuels externes femelles, liés à la fécondation, à la ponte, à l'incubation	45
A. — Description - Relations avec l'état de l'ovaire.	
1°) Caractères liés à la fécondation et à la ponte :	
— les orifices génitaux ;	
— la forme fonctionnelle ;	
— les formes non fonctionnelles.	
2°) Caractères liés à l'incubation, les éléments du marsupium :	
a) les oostégites - la forme fonctionnelle - les formes non fonctionnelles (<i>o. n. f. A. S.</i> +, <i>o. n. f. A. S.</i> et <i>o. n. f. R. S.</i>) ;	
b) les maxillipèdes ;	
c) les péréonites.	
B. — Développement.	
C. — Classification.	
1°) Caractères fonctionnels temporaires.	
2°) Caractères non fonctionnels permanents.	
D. — Comparaison et discussion.	
E. — Conclusion.	

CHAPITRE III

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION	57
I. — Sex-ratio	57
II. — Mue, période d'intermue et reproduction	58
A. — Mécanisme de la mue.	
B. — Différents types de mue et sexualité.	
1°) Mues normales.	
2°) Mues parturielles et reproduction.	
3°) Mues intermédiaires.	
C. — Cycles d'intermue et cycles ovariens - Critères d'intermue choisis.	
1°) Cycles d'intermue et mue en deux temps.	
2°) Critères retenus pour caractériser les cycles sexuels.	
D. — Variations de la durée des intermues des femelles.	
1°) Facteur taille :	
a) intermue de repos sexuel ;	
b) intermue couvrant l'incubation.	
2°) Facteur température.	
3°) Facteur sexualité.	
E. — Conclusion.	
III. — Place de la période de reproduction dans l'année	65
A. — Les faits.	
B. — Interprétation.	
1°) Influence de la latitude et du régime des climats.	
2°) Influence du climat annuel local.	
3°) Influence de la taille des femelles.	

IV. — Cycle de vie - Variation de l'âge de la puberté	67
A. — Etapes de la vie.	
1°) Période embryonnaire.	
2°) Période juvénile.	
3°) Période prépubérale :	
a) prépuberté mâle ;	
b) prépuberté femelle.	
4°) Période postpubérale :	
a) puberté femelle ;	
b) puberté mâle ;	
c) discussion.	
B. — Longévité.	
V. — Relations endocrines et sexualité	70
A. — La glande de mue.	
B. — Les glandes endocrines cérébrales.	
VI. — Cas pathologiques naturels	71
CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE	71

TROISIEME PARTIE

Le déterminisme des caractères sexuels mâles et femelles d'*Asellus aquaticus*, étudié par la méthode des greffes de glandes androgènes aux femelles

CHAPITRE I

EXPERIENCES DE GREFFES DE GLANDES ANDROGENES AUX FEMELLES D' <i>ASELLUS AQUATICUS</i>	75
I. — Travaux antérieurs. - Le problème	77
II. — Recherche de la glande androgène	77
A. — Choix de la technique physiologique.	
B. — Technique opératoire.	
1°) Préparation des femelles.	
2°) Préparation des greffons.	
3°) La greffe.	
C. — Expériences.	
1°) Conditions.	
2°) Nombre et nature des greffes.	
3°) Témoins.	
D. — Résultats généraux.	
1°) Survie.	
2°) Résultats totaux - Chiffres - Cas significatifs ou non :	
a) greffes des types A.D. et A.T. ;	
b) greffes des autres régions de l'appareil génital mâle ;	
c) greffes de glandes androgènes de Gammarus aux Aselles ♀ ;	
d) relations entre l'âge, l'origine, l'activité sexuelle saisonnière des mâles et des femelles et les résultats.	
3°) Conclusion.	

III. — Action de la glande androgène sur la sexualité des femelles.	89
A. — Caractères sexuels externes et cycles sexuels des femelles, masculinisées ou non	89
1°) Etude morphologique de la masculinisation externe des femelles	89
a) Caractéristiques du processus de masculinisation ;	
b) Formation de l'appareil génital externe - squelette externe - musculature ;	
c) Evolution des variants sexuels ;	
e) Conclusion.	
2°) Modifications présentées par les cycles et les caractères sexuels externes des femelles masculinisées ou non	109
a) Action sur les caractères sexuels temporaires liés à l'incubation et à la ponte ;	
b) Action sur les caractères sexuels permanents ;	
c) Action sur la durée des périodes d'intermue ;	
d) Conclusion.	
B. — Appareil génital interne des femelles, masculinisées ou non	113
1°) Matériel étudié	113
2°) Résultats	114
a) Caractéristiques de l'action des greffons androgènes ;	
b) Morphologie interne et histologie de l'appareil génital des femelles opérées, masculinisées ou non ;	
c) Comparaison avec l'état des appareils génitaux des différents témoins ;	
d) Résumé : Processus d'évolution des appareils génitaux des femelles après implantation de tissu androgène ;	
e) Conclusion.	
IV. — Interprétation des résultats : le déterminisme des caractères mâles et femelles	123
1°) Caractères sexuels mâles	123
a) Caractères sexuels externes mâles sont déterminés par l'action androgène.	
b) L'action androgène est directe.	
c) Interprétation de l'absence de changement de sexe des gonies.	
2°) Caractères sexuels femelles	124
a) Prédominance du facteur androgène sur les caractères sexuels liés à l'incubation ;	
b) Indépendance des caractères sexuels femelles constants et des caractères variables vis-à-vis du facteur androgène.	
3°) Explications possibles des cas de non masculinisation	125
a) Réaction des ovaires à un seuil d'hormone androgène inférieur à celui qui détermine la formation des caractères mâles ;	
b) Différences de compétence à réagir dans les différents territoires hypodermiques et musculaires chez les femelles ;	
c) Présence dans les tractus génitaux mâles, d'éléments	

inhibiteurs de l'ovaire, indépendamment de l'action androgène.

V. — Discussion et Conclusion	126
A. — Comparaison avec les expériences réalisées sur l'Amphipode <i>Orchestia gammarella</i> Pallas	126
1°) Comparaison du matériel animal.	
2°) Comparaison des résultats.	
a) Résultats semblables ;	
b) Résultats différents ; inhibition importante et rapide des ovaires et absence de spermatogenèse chez les femelles d' <i>Asellus</i> en voie de masculinisation ; apparition des caractères et variants sexuels dans un ordre différent.	
B. — Comparaison avec les expériences effectuées chez les Isopodes	129
1°) Historique.	
2°) Comparaison du matériel animal.	
3°) Comparaison des résultats.	
C. — Conclusion	131

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DE LA GLANDE ANDROGENE D' <i>ASELLUS AQUATICUS</i>	133
A. — Caractéristiques des différentes glandes androgènes actuellement décrites	133
1°) Peracarides Amphipodes.	
2°) Phyllocarides.	
3°) Hoplocarides.	
4°) Eucarides Décapodes.	
5°) Peracarides Isopodes.	
6°) Conclusion.	
B. — La glande androgène d' <i>Asellus aquaticus</i>	138
1°) Matériel.	
2°) Morphologie de la glande.	
3°) Histologie.	
4°) Physiologie.	
5°) La glande de la vésicule séminale.	
C. — Discussion et conclusion	142
CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE	142

QUATRIÈME PARTIE

Le déterminisme des caractères sexuels femelles d'*Asellus aquaticus* étudié à l'aide des méthodes chirurgicales et biophysiques

CHAPITRE I

TRAVAUX ANTERIEURS - LE PROBLEME	147
--	-----

CHAPITRE II

CASTRATION CHIRURGICALE DES FEMELLES	151
I. — Technique opératoire	151
II. — Expériences	153
III. — Résultats	156
A. — Résultats des expériences de castration complète des femelles	156
1°) Action sur les caractères sexuels temporaires des femelles.	
2°) Action sur les caractères sexuels permanents des femelles.	
3°) Action sur les variants sexuels.	
4°) Action sur les organes internes :	
a) Appareil génital interne ;	
b) Glandes céphaliques.	
5°) Action sur la physiologie générale des femelles :	
a) Mues ;	
b) Croissance.	
B. — Résultats des greffes d'ovaires aux femelles castrées et des ovariectomies unilatérales	164
IV. — Discussion et conclusion	165
A. — Comparaison avec les Isopodes	166
1°) Les Oniscoïdes.	
2°) <i>Idotea baltica</i> .	
B. — Comparaison avec les Amphipodes	167
C. — Conclusion	168

CHAPITRE III

IRRADIATIONS DES FEMELLES AUX RAYONS IONISANTS ..	171
I. — Introduction	171
II. — Techniques d'irradiation utilisées	172
A. — Irradiations au radium	173
1°) Dispositif.	
2°) Doses	
3°) Identification individuelle des Aselles.	
B. — Irradiations aux rayons X	173
1°) Appareil et dispositif :	
a) Irradiations générales ;	
b) Irradiation localisée.	
2°) Identification individuelle des Aselles.	
3°) Choix des doses de rayons X.	
III. — Action des irradiations générales sur les caractères sexuels des femelles	177
A. — Castrations définitives au radium	177
1°) Expériences.	
2°) Résultats :	
a) Caractères temporaires ;	
b) Caractères permanents.	

B. — Irradiations générales aux rayons X	178
1°) Expériences.	
2°) Résultats :	
a) Survie ;	
b) Caractéristiques de l'action des rayons X sur la sexualité des Aselles ♀ ;	
c) Evolution des caractères sexuels et des cycles des femelles irradiées.	
— Reproduction normale - Castrations temporaires.	
— Castration définitives - « Hypercastration ».	
C. — Discussion et conclusion	186
IV. — Action des irradiations localisées sur les caractères sexuels des femelles	186
A. — Irradiations localisées au céphalon	187
1°) Expériences.	
2°) Résultats :	
a) Action nulle des irradiations céphaliques sur les c.s. des ♀ en reproduction ;	
b) Dissociation des c.s.t. chez les ♀ prépubères ; caractères liés à la ponte, d'une part, caractères liés à l'incubation, d'autre part.	
3°) Conclusion.	
B. — Irradiations localisées à l'ensemble péréion-pléotelson ..	189
1°) Expériences.	
2°) Résultats :	
a) Action sur les c.s.t. ;	
b) Action sur les c.s. permanents.	
3°) Conclusion.	
C. — Irradiations partielles du péréion et du pléotelson	191
1°) Expérience.	
2°) Résultats :	
a) Action nulle sur les caractères sexuels externes des ♀.	
3°) Conclusion.	
V. — Action sur les organes internes des femelles irradiées	193
A. — Irradiation de la tête	194
B. — Irradiation générale	195
1°) Fixation avant ou au début de la manifestation externe de la castration.	
2°) Fixation après les manifestations extérieures de la castration :	
a) Femelles reprenant leur activité reproductrice lors d'une mue parturienne anormale ;	
b) Femelle ayant acquis des oostégites permanents réduits ;	
c) Femelles conservant des oostégites permanents caractéristiques de l'activité sexuelle.	
C. — Conclusion	198
VI — Résumé des résultats apportés par les expériences d'irradiation en complément des expériences de castrations chirurgicales ..	198

A. — Identification des glandes endocrines de l'appareil génital des femelles	198
1°) Les glandes génitales sternales.	
2°) Les cellules folliculaires des ovaires :	
a) Tissu endocrinien réparti tout le long de l'organe ;	
b) L'activité endocrinienne doit être exercée par la presque totalité des cellules folliculaires d'un ovaire pour être efficace sur les c. s. t.	
3°) Action simultanée des glandes génitales sternales et de cellules folliculaires.	
B. — Classification des caractères sexuels femelles en fonction de l'origine et des taux relatifs d'hormone inductrices nécessaires à leur formation	201

CHAPITRE IV

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DES GLANDES ENDOCRINES DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE	203
I. — Les cellules folliculaires des ovaires	203
A. — Morphologie et physiologie	
1°) Origine.	
2°) Evolution chez les femelles juvéniles et prépubères.	
3°) Evolution cyclique chez les femelles pubères :	
a) Cycle d'une mue parturielle à la suivante ;	
b) Cycle annuel de repos sexuel.	
4°) Rôle des cellules folliculaires.	
B. Discussion et conclusion	
II. — Les glandes génitales sternales	206
A. — Morphologie et physiologie	
1°) Description chez l'adulte.	
2°) Evolution chez les femelles juvéniles et prépubères.	
3°) Evolution cyclique chez les femelles adultes.	
4°) Rôle des glandes génitales sternales.	
B. — Discussion et conclusion	211
CONCLUSION DE LA QUATRIÈME PARTIE	211
CONCLUSION GÉNÉRALE	213
RÉSUMÉ DE LA THÈSE	215
BIBLIOGRAPHIE	217

RECHERCHES SUR LA SEXUALITÉ
ET LE DÉTERMINISME
DES CARACTÈRES SEXUELS
D'ASELLUS AQUATICUS LINNÉ
(CRUSTACÉ ISOPODE)

AVANT-PROPOS

Le présent travail a été effectué au Laboratoire de Biologie Animale de la Faculté des Sciences de Nancy, sous la direction de M. le Professeur A. VEILLET, Directeur de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Nancy et de l'Ecole de Laiterie de la Faculté des Sciences de Nancy.

Je suis particulièrement heureuse d'exprimer ici à mon Maître, ma profonde gratitude pour la confiance qu'il n'a cessé de me témoigner dans le domaine de la Recherche et dans celui de l'Enseignement au cours d'années de travail effectué sous une direction à la fois efficace et très humaine. Je veux souligner sa grande clairvoyance dans le choix judicieux du sujet proposé et du matériel étudié qui me permet actuellement de présenter cette thèse ; des tâches lourdes et fort variées ne l'ont jamais empêché de discuter, au moment propice, des points les plus délicats de mes recherches, avec sa remarquable vivacité d'esprit. Tout ceci a contribué à m'attacher profondément à son laboratoire de Biologie. Je tiens également à remercier M. le Professeur VEILLET de l'aide matérielle dont il m'a fait bénéficier à plusieurs reprises pour me permettre de mener à bien mes recherches en cours, et aussi pour la publication de ce mémoire.

Que M. le Professeur GAYET veuille bien trouver ici l'expression de mes plus vifs remerciements pour avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je remercie très sincèrement M. le Professeur CONDÉ d'avoir bien voulu proposer le sujet de ma deuxième thèse ; je n'oublie pas qu'il a dirigé mes premiers pas dans la Recherche lors de la préparation de mon Diplôme d'Etudes Supérieures. Je souhaite que son sens critique et la rigueur de son esprit d'observation m'aient servi d'exemple.

J'adresse une pensée très émue et reconnaissante à la mémoire de M. le Professeur FAGE, membre de l'Institut, qui a présenté toutes mes publications à l'Académie des Sciences.

M. le Professeur VANDEL, membre de l'Institut, m'a conseillé, comme M. le Professeur Veillet, de persévérer dans la voie des expériences chirurgicales à un moment où je n'avais pas encore pu obtenir de résultats dans ce domaine ; qu'il veuille bien croire en ma déferente gratitude.

J'adresse à M. le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE l'expression de ma sincère reconnaissance pour l'intérêt qu'il a témoigné vis-à-vis de mes Recherches lors de son bref séjour nancéen.

J'ai le plaisir de remercier M^{me} CHARNIAUX-COTTON, Maître de Recherche au Centre National de la Recherche Scientifique, pour les fructueux entretiens qu'elle m'a aimablement accordés à plusieurs reprises.

Je n'oublie pas l'entr'aide amicale régnant au Laboratoire, ni les intéressantes discussions avec mes collègues, anciens collègues et amis, en particulier M^{lle} N. DEMEUSY, R. FRENTZ, R. LENEL, M. NOURISSON, M^{me} A. VEILLET, M^{me} J. VERNET et F. WEBER, ni l'aimable concours du personnel des services de Biologie et de Laiterie, du secrétariat, et tout spécialement M^{me} Th. DE MAISTRE, M^{lle} E. MICHEL, ainsi que M. CORDIER ; que tous soient assurés de mes sentiments très reconnaissants.

INTRODUCTION

Au début de 1952, M. le Professeur A. VEILLET m'a proposé un sujet de recherches sur le déterminisme des Caractères Sexuels des Crustacés en me suggérant de castrer chirurgicalement les femelles de l'Isopode *Asellus aquaticus* L. Chez cet Isopode, en effet, un parallélisme absolument rigoureux existe entre l'évolution cyclique des ovaires et l'apparition temporaire de caractères sexuels nécessaires à l'accouplement, à la ponte et à l'incubation, au cours d'une mue particulière, la mue parturielle. Castrer chirurgicalement devait permettre de préciser la nature ovarienne ou non ovarienne des différents caractères sexuels femelles.

Jusqu'à cette dernière décade, les travaux sur le déterminisme du sexe des Crustacés se sont orientés dans deux voies. D'un côté, dans le domaine sexualité-endocrinologie - études sur différents métabolismes - de nombreux auteurs décrivent l'action des parasites et des glaondes endocrines sur la sexualité et ceci chez les Décapodes essentiellement ; les différentes étapes sont marquées, entre autres noms, par ceux de GIARD et la « castration parasitaire » (1), SMITH (2), REVERBERI (3), PANOUSE, l'école de WELSCH (4), HANSTRÖM, VEILLET et ses élèves, REINHART (5). D'un autre côté, dans le domaine sexualité et hérédité, les découvertes de VANDEL (6) ouvrent de nouveaux horizons avec la parthénogenèse, la monogénie, les différents types d'intersexualité, et ceci chez les Isopodes Oniscoïdes, essentiellement. Quant à l'étude de l'influence des

Les références données ci-dessous sont celles des travaux dont il n'est question que dans cette introduction :

- (1) 1887. — *Bull. Sc. Fr. Belg.*, 2.
- (2) 1913. — *Qu. J. Micr. Sc.*, 57.
- (3) 1943. — *Att. Zool. Torino*, 4.
- (4) 1952. — BLISS (D.E.) and WELSCH (J.H.), *Biol. Bull.*, 103.
- (5) 1956. — *Exper. Parasitology*, 5.
- (6) A. VANDEL. — *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, depuis 1925.

gonades elles-mêmes sur les caractères sexuels, elle s'est illustrée par des expériences de « castration » aux rayons du radium.

Depuis une douzaine d'années, le problème a changé d'aspect. En 1952, M^{me} CHARNIAUX-COTTON réalise, pour la première fois, avec succès chez les Crustacés la castration chirurgicale des femelles de l'Amphipode *Orchestia gammarella*, LEGRAND ensuite, celle des femelles d'Isopodes Oniscoïdes. Mes premières observations sur la sexualité de l'Aselle aquatique datent de cette période. Les Asellottes femelles possédant une gamme de caractères sexuels périodiques et constants que ne possèdent pas les Oniscoïdes, il était intéressant de rechercher si ces deux catégories de caractères sexuels femelles obéissaient au même déterminisme ; j'ai adapté à ces Crustacés de petite taille une méthode inspirée d'un des modes d'étude classique de la biologie sexuelle des Vertébrés : la comparaison des résultats apportés par la castration chirurgicale et par l'action des rayons ionisants à différentes doses en irradiations générales et localisées.

En 1954, la retentissante découverte d'une glande androgène faite par M^{me} CHARNIAUX-COTTON, sur le mâle d'*Orchestia gammarella*, a largement éclairé le problème du déterminisme des caractères sexuels mâles. Chez les Isopodes, LEGRAND estimait alors qu'il n'existait pas de glande androgène, ce qui n'a rien de surprenant pour qui connaît les différences sexuelles qui séparent les mâles de ces deux ordres dits voisins.

Je me suis tout de même intéressée à cette question chez l'Aselle en recherchant par la méthode des greffes de différentes régions de l'appareil génital mâle aux femelles, si une glande androgène existait ou non.

Les différentes recherches, dont les résultats sont exposés dans ce travail, relèvent donc essentiellement du domaine de l'endocrinologie sexuelle. Tous les travaux ont été menés sur *Asellus aquaticus* L. et ceci pour différentes raisons dont M. le Professeur A. VEILLET avait pressenti la juste valeur :

D'une part, le dimorphisme sexuel de l'Aselle aquatique est accusé ; la femelle offre toute une gamme de caractères sexuels et des ovaires d'une forme tubulaire qui permet la castration ; le mâle possède des caractères externes très différenciés et une glande androgène mal localisée peut-être, mais très active.

D'autre part, c'est un Crustacé local et il est indispensable de suivre les différents cycles biologiques dans la nature, parallè-

lement aux cycles créés par l'élevage, au laboratoire. C'est aussi un Crustacé relativement commun, et il est essentiel, pour des travaux de biologie expérimentale de disposer d'un grand nombre d'individus, afin de choisir les exemplaires à l'âge, à la phase du cycle sexuel ou du cycle d'intermue le plus favorable aux expériences et de pallier un taux de mortalité fort élevé par l'abondance du matériel. Enfin, c'est un Crustacé qui, adulte, vit, mue et se reproduit en captivité à court terme.

Les plus gros défauts de l'Aselle aquatique, comme matériel de biologie expérimentale, sont les suivants : il ne vit pas longtemps en élevage à 16° ou 18°, trois mois en moyenne, six mois exceptionnellement ; de plus, la petite taille des femelles ne facilite pas les observations *sur le vivant* en particulier, les modifications des caractères sexuels apparaissant lors de chaque mue ; enfin, il est assez sensible aux traumatismes, et ceci est vraisemblablement dû au fait que son sang ne coagule pas au niveau des blessures.

Le plan général, adopté dans ce travail, est le suivant :

— La première partie comprend les généralités : la position systématique de l'Aselle aquatique, quelques traits de la biologie générale, l'exposé des méthodes d'étude.

— La seconde partie est une mise au point des questions se rapportant à la sexualité de l'Aselle et qui ont déjà fait l'objet de nombreux travaux ; différents faits nouveaux sont néanmoins mis en évidence.

— La troisième partie expose les résultats des expériences de greffes de glandes androgènes d'Aselles mâles aux femelles : déterminisme des caractères sexuels mâles et morphogenèse de l'appareil génital externe mâle, déterminisme des caractères sexuels femelles et interrelations des hormones mâles et femelles, enfin identification, morphologie et physiologie de la glande androgène.

— La quatrième partie groupe les résultats de différentes expériences menées pour éclairer le problème du déterminisme des caractères sexuels femelles, indépendamment des caractères mâles : ovariectomie, irradiations générales et localisées aux rayons X provoquant des « castrations » durables ou temporaires ; les résultats permettent d'identifier la nature ovarienne ou non-ovarienne du déterminisme des différents caractères femelles et de décrire deux glandes endocrines en relation avec la sexualité : les cellules folliculaires des ovaires et deux glandes voisines des orifices génitaux de la femelle.

PREMIERE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

CHAPITRE I

POSITION SYSTEMATIQUE

L'Aselle aquatique représente un Crustacé d'eau douce bien commun en Europe, signalé en de nombreux points du continent paléartique.

I. — DEFINITION ZOOLOGIQUE

En 1758, LINNÉ lui donne le nom spécifique de *aquaticus* sous la dénomination *Oniscus aquaticus* (p. 3012). GEOFFROY SAINT-HILAIRE choisit, en 1764, le nom générique de *Asellus*, c'est-à-dire petit âne, terme populaire que l'on trouve dans les textes des auteurs médiévaux nous dit G. E. RACOVITZA (1919 a). Cet Aselle appartient à la famille des Asellides, au sous-ordre des Asellottes, à l'ordre des Isopodes (= *Aselloïdea* Sars, 1855, in T. WOLFF, 1962, *Asellota* Latreille, 1806, *Isopoda* Latreille, 1817, in Th. MONOD, 1922).

RACOVITZA (1919 a) est le premier auteur qui ait apporté une diagnose rigoureuse et toujours utilisée de *Asellus aquaticus* Linné.

II. — FORMES EPIGEES LORRAINES

Les données sur la répartition géographique des Asellides européens de CHAPPUIS (1949) et les indications apportées par P. REMY dans ses travaux sur la systématique de cette famille ou sur la faune locale permettent de noter, en Lorraine, la présence des formes suivantes :

Asellus (Proasellus) meridianus Racovitza, dans les eaux de surface ; P. REMY (1941) signale quelques stations françaises.

Asellus (Proasellus) cavaticus Schiödte, forme hypogée, dont P. REMY (1932) note la présence au niveau de quelques sources épigées locales.

Asellus (Asellus) aquaticus Linné, *sensu* Racovitza, en de nombreux points des eaux de surface.

Asellus (Asellus) aquaticus L. *cavernicolus* Racovitza, sous-espèce voisine à corps plus ou moins dépigmenté et yeux défectueux, dans les eaux souterraines ou à leurs affleurements. REMY (1941) la signale en quelques points du domaine épigé lorrain.

III. — LEUR DETERMINATION POUR LE BIOLOGISTE

Les diagnoses des trois espèces locales ne permettent aucune hésitation dans la détermination (clef de détermination de CHAPPUIS, 1949) ; mais elles reposent sur des caractères qui exigent le montage d'appendices, au moins pour les exemplaires de petite taille. Le biologiste qui met les animaux en expérience est obligé de trouver des critères visibles *sur le vivant*.

L'absence de pigmentation peut permettre un tri rapide des véritables formes hypogées, *A. cavaticus* et *A. aquaticus cavernicolus*. *A. cavaticus*, en plus des différences spécifiques des pléopodes, est une forme toujours aveugle. Le cas de la sous-espèce *cavernicolus* est plus délicat si l'on sait que des intermédiaires existent entre les formes totalement dépigmentées et aveugles, et les individus faiblement pigmentés et oculés. Je n'ai rencontré ni *A. cavaticus*, ni *A. a. cavernicolus* apigmenté et à yeux défectueux dans mes stations à *A. aquaticus s. str.*, mais j'ai trouvé en deux points (stations n° 2 et n° 7) (1) quelques individus à yeux normaux, mais à corps parfaitement ivoire à l'œil nu ; l'examen à la loupe a toujours révélé des punctuations hypodermiques de mélanine. Ces exemplaires sont à la limite de l'espèce et de la sous-espèce, mais je ne les considère pas comme *A. a. cavernicolus*, car leurs yeux sont pigmentés normalement.

Pour *A. aquaticus* et *A. meridianus*, le problème est fort différent. Bien que la seconde espèce soit plus rare que la première

(1) Liste des stations, p. 13.

dans le N.-E. de la France, on peut rencontrer l'une et l'autre ensemble, sous les pierres ; c'est le cas de la station de Brin-sur-Seille. La diagnose de RACOVITZA est pratiquement impossible à utiliser *sur le vivant* pour les exemplaires de petite taille. J'ai cherché une méthode d'identification *in vivo* ; la répartition spécifique des cellules à urate, de ZENKER, donne satisfaction, même quand il s'agit de jeunes Aselles (BALESDENT-MARQUET, 1963).

IV. — RACES ET POLYMORPHISME

Les différents exemplaires d'*Asellus aquaticus* L. s. str. présentent de légères variations, soit individuelles comme la diversité de répartition des taches pigmentaires, soit par population, par exemple dans l'intensité de la pigmentation ou la taille moyenne des individus. Ainsi, la population d'Aselles de la station n° 7, en bassin fermé, est, dans son ensemble, bien plus claire que celles des autres lieux de pêche cités ; de même, l'ancien bassin du Jardin Botanique de Nancy, fermé également, hébergeait des exemplaires de taille supérieure à celle des hôtes de la Moselle.

Certes, l'existence de races géographiques d'Aselles aquatiques vient d'être mise en évidence par G. VITAGLIANO-TADINI (1961) : l'auteur ne signale pas de différences morphologiques entre les exemplaires originaires d'un lac d'Ecosse et ceux de Campanie, mais leur croisement entraîne, chez les descendants, des manifestations du phénomène d'hétérosis caractéristique des hybrides.

Mais les Aselles que j'ai élevés et croisés se sont reproduit d'une manière identique qu'ils aient été originaires d'une même lieu de pêche ou de deux stations locales de type très différents. Et si les descendants, nés et élevés au laboratoire n'atteignent jamais la taille des animaux de la nature, ce fait est constant quel que soit le croisement considéré ; il ne s'agit pas d'un phénomène racial d'origine génétique, mais d'un certain antagonisme mue-croissance créé dans les conditions d'élevage au laboratoire quand la température atteint 18° - 20°.

V. — CONCLUSION

Toutes les expériences qui font l'objet de ce travail sont menées sur *Asellus aquaticus* Linné, 1758, *sensu* Racovitza, 1919. Les stations d'origine des animaux sont notées pour chaque série d'expériences.

CHAPITRE II

BIOLOGIE GENERALE

L'ensemble des recherches exposées dans ce travail appartient essentiellement au domaine de la sexualité, domaine qui touche aux questions du déterminisme génétique du sexe, du développement, du phénomène de la mue, de l'endocrinologie. Le présent chapitre résume simplement les observations faites dans la nature ou au laboratoire, qui ne concernent pas la sexualité, mais qui ont servi à la bonne marche des différents élevages et des expériences.

I. — MORPHOLOGIE

Asellus aquaticus représente souvent l'exemple classique d'Isopode dans les ouvrages généraux. On peut trouver une étude fractionnée, mais assez complète de cet Asellote dans l'article de ZIMMER (1927) sur les Isopodes.

La figure 1 (p. 12) résume les éléments principaux de la morphologie externe.

II. — ECOLOGIE

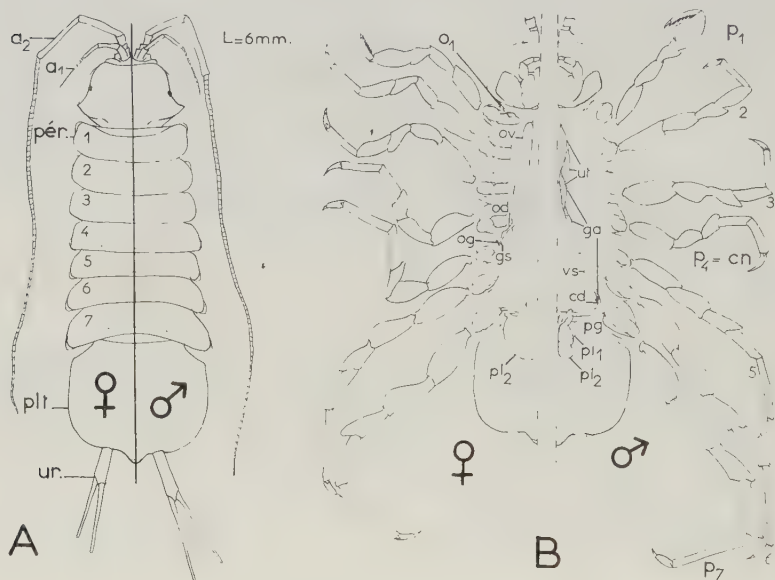
J'envisagerai successivement les caractères communs et la diversité des différents biotopes, puis les limites de la zone habitée et les migrations de population.

a) *Caractères communs aux différents biotopes.*

Les Aselles se déplacent par reptation et non par natation ; le substrat est donc important : les faces cachées des pierres sur

FIG. 1

Schémas. — A. - Morphologie externe, face tergale ; B. - Morphologie externe, face sternale. Disposition des appareils génitaux dans le périeon.



a_1 : antennules ; a_2 : antennes ; cd : canal déférent ; cn : crochet nuptial ; ga : glande androgène ; gs : glande sternale ; L : longueur du corps ; o : oostégite sectionné ; od : oviducte ; og : orifice génital ; ov : ovaire ; p : périeopode ; pér : périeonites ; pg : papille génitale ; pl : pléotelson ; ut : utricules testiculaires ; ur : uropode ; vs : vésicule séminale.

fond de terre ou de vase, les feuilles et bois en décomposition, différents végétaux, parmi lesquels les Myriophylles et Cératophylles abritent le plus d'individus.

Les eaux où vivent ces Aselles présentent un degré de pollution organique plus ou moins marqué ; les hydrobiologistes (VIVIER, 1946) considèrent la présence de l'Aselle comme un critère de pollution. Ceci exclut totalement sa présence des eaux de sources et ruisseaux clairs. Cet Aselle peut supporter momentanément une eau salée jusqu'à 6 ‰ (LAGERSPETZ et MATTILA, 1961). La hauteur d'eau maximale du milieu paraît indifférente ; cependant, la présence d'un bon nombre de prédateurs (oiseaux aquatiques, poissons)

dans un plan d'eau peu profond semble exclure leur présence même si les autres conditions sont requises ; c'est le cas des mares à canards villageoises.

b) *Diversité des biotopes.*

Cet Aselle vit indifféremment en eau stagnante, depuis les bassins jusqu'aux grands lacs, ou en eau courante, du moins dans les secteurs les plus calmes. L'ampleur des variations écologiques que supporte l'Aselle aquatique est assez étendue pour qu'on puisse le trouver en compagnie de groupements zoologiques assez différents.

Voici deux exemples : dans le bassin de la station n° 7, les Aselles pullulent à peu près seuls ; à l'opposé de ce cas, on les trouve dans les véritables réserves biologiques que sont les étangs tels que celui du Stock, en Moselle, ou ceux de la Woèvre dans la Meuse.

Certains auteurs, dont BERNER (1956), soulignent un antagonisme entre Gammares et Aselles ; certes, *Gammarus pulex* vit dans des eaux plus claires et courantes, en l'absence d'Aselles ; mais j'ai trouvé *Gammarus pulex* et *Asellus aquaticus* sous les mêmes pierres ou au pied des mêmes plantes (dans les stations de l'Obrion et du Brénon). Contrairement à BERNER également, j'ai prélevé ensemble Aselles et Ostracodes dans les milieux à eau stagnante.

c) *Limites de la zone d'habitat et migration de populations.*

Aucun dragage, aucune plongée n'a permis jusqu'ici de préciser leur répartition en profondeur. Les disparitions massives que j'ai pu observer montrent que ces Crustacés peuvent quitter les bords, mais il est difficile de préciser jusqu'où ils descendent.

Dans la station de l'Obrion que j'ai suivie cinq années, j'ai pu constater, d'une part, que les migrations vers le fond correspondent aux périodes de refroidissement et, d'autre part, que ces Aselles suivent la montée des eaux avec un certain retard. Autrement dit, en période de crue, ils n'arrivent pas jusqu'au bord ; en période de stabilité du niveau, ils parviennent aux rives ; en revanche, le retrait des eaux multiplie l'effectif animal des périodes de stabilité. Ces migrations, dont certaines sont difficilement prévisibles obligent le chercheur à prévoir une importante réserve au laboratoire.

III. — ETHOLOGIE

En dehors des réactions d'ordre sexuel, le comportement de *A. aquaticus* est étudié en détail par KAULSBERSZ (1913) ; M. L. VERRIER (1932) ajoute quelques observations complémentaires. Considéré comme lucifuge par le premier auteur et pas du tout par le second, l'Aselle aquatique fait, en réalité, preuve d'un phototropisme légèrement négatif dans les élevages ; il choisit la face inférieure des feuilles, dans une pièce claire, mais circule librement sur la vase ou la face supérieure des feuilles dans une salle un peu sombre. L'Aselle peut vivre quelques temps sans eau en milieu humide dans la nature, en s'enfonçant dans la vase par exemple (VERRIER) ; j'ai utilisé cette qualité en opérant ces Crustacés hors de l'eau. Du point de vue sensoriel, les antennes sont considérées comme les organes chémorécepteurs par excellence (KAULSBERSZ), mais aussi les antennules (LAGERSPETZ et MAT-TILA). Enfin, ce Crustacé est essentiellement détritivore et préfère les substrats organiques en décomposition à tous autres.

IV. — PARASITES ET EPIBIONTES

L'*A. aquaticus* sert d'hôte intermédiaire aux Acanthocéphales *Acanthocephalus anguillae* Müller et *lucii* Müller, nous dit BAER (1946-1961) ; l'hôte définitif serait un poisson d'eau douce qui peut appartenir à différentes espèces. J'ai rencontré des exemplaires parasités par ces larves dans les eaux de la Moselle, en quantités infimes, et dans le bassin du Jardin Botanique de Nancy, entre 1955 et 1959 ; cette station m'a permis de suivre trente-six exemplaires parasités en élevage. L'identification de l'Aselle infestée est facile : l'animal offre une coloration mélanique très accusée (trente-cinq cas sur trente-six) et, du côté ventral, le parasite logé dans la cavité générale forme une excroissance blanche bien apparente.

Le tube digestif peut être habité par un entophyte, l'Asellaire *Asellaria caulleryi* découverte par R. POISSON (1932). Je n'en ai pas vu dans les intestins des Aselles en coupes sériées ; POISSON estime d'ailleurs que ce parasite est rare chez les Aselles vivant en eau courante.

Les épibiontes les plus fréquents sont les Vorticelles qui se fixent surtout à la base des péréiopodes, et des Rotifères comme les Callidines qui prennent le corps de l'Aselle comme support.

CHAPITRE III

METHODES DE RECOLTE D'ELEVAGE, D'EXAMEN

I. — RECOLTE DU MATERIEL

A. — Choix des stations de pêche.

Connaissant les conditions des biotopes décrits précédemment, il est facile de trouver quelques Aselles. Mais pour le chercheur qui veut mener à bien des travaux de biologie expérimentale et, parallèlement, suivre les cycles naturels, une « bonne » station permet de récolter quelques centaines d'individus quatre ou cinq fois dans l'année. De plus, son accès doit être facile : berges en pente douce, hauteur d'eau ne dépassant pas la longueur des bras, substrat solide sous la vase. La station idéale possède de nombreuses pierres posées à même le sol et correspond aux abords de construction : piles de pont, petit quai d'abordage, bord amont de barrages.

B. — Liste des stations.

1) Le petit bassin du Jardin Botanique de Nancy, comblé en 1961 ; peu de prélèvements pour ne pas épuiser la station ; étude facile sur le terrain.

2) L'Obrion, bras de la Moselle, sur la rive gauche au pied du pont de la route Dieulouard - Bezaumont ; excellente station, suivie depuis 1956 ; coordonnées : longitude (long.) : 6° 05' 40" Est du méridien international (E. M. I.) ; latitude (lat.) : 48° 50' 50" Nord (N.).

3) La Moselle à Dieulouard, sur la rive gauche au pied du pont où passe la route allant à Bezaumont ; station médiocre ; long. : $6^{\circ} 04' 33''$; lat. : $48^{\circ} 50' 49''$ (1957).

4) Le Brénon, affluent du Madon, sur la rive gauche, au pied et en aval du pont ; coordonnées : long. : $6^{\circ} 08' 21''$, et lat : $48^{\circ} 31' 44''$ (1953 - 54).

5) Poche d'eau sur l'île du barrage de la Moselle entre Frouard et Pompey ; long. : $6^{\circ} 07' 05''$; lat. : $48^{\circ} 45' 42''$ (automne 1955).

6) Ruisseaux de la « Ferme de Bellefontaine » à Champigneulle ; long. : $6^{\circ} 09' 15''$; lat. : $48^{\circ} 43' 36''$ N (1952 - 53).

7) Bassin d'une propriété nancéienne, rue de Metz à Nancy (1962 - 63).

8) L'étang de la Falisière ; coordonnées : long. : $6^{\circ} 10' 28''$; lat. : $48^{\circ} 45' 42''$ N (1958).

9) L'étang de Wargévaux dans le sud de la Woëvre : long. : $5^{\circ} 42' 48''$; lat. : $48^{\circ} 51' 15''$ (1962 - 63).

10) Le ruisseau qui se jette à Brin dans la Seille ; station fort médiocre, mais mixte avec *aquaticus* et *meridianus* ; elle m'a été aimablement signalée, en 1956, par M. le Professeur P. REMY, comme station à *meridianus* ; coordonnées : long. : $6^{\circ} 21' 23''$; lat. : $48^{\circ} 56' 59''$.

C. — Méthodes de récolte.

Dans le cas favorable où les Aselles vivent sous les pierres, la méthode la plus rapide, et qui provoque le moins de traumatismes, est celle-ci : soulever rapidement les pierres et arroser les faces habitées d'un jet d'eau abondant et à faible pression, avec une poire en caoutchouc ou un flacon en matière plastique. Dans les stations sans pierres, on peut collecter les plantes aquatiques et faire un tri partiel sur place. Pour le transport, les animaux doivent être conservés en milieu humide, mais sans eau, car ses chocs sur les parois causent une grande mortalité.

Pour le prélèvement individuel, l'utilisation d'une paire de pinces de dentiste, souples et coudées à leur extrémité, est plus facile que l'emploi de pipette. Il suffit de passer rapidement les pinces sous le corps de l'animal et de le soulever.

II. — ELEVAGES

A.. — Types d'élevages :

L'élevage - réserve est indispensable puisque les stations de pêche sont démunies d'Aselles bien souvent au cours de l'année (froid, montée des eaux). J'ai utilisé indifféremment un aquarium en bois ou une cuve en matière plastique ; de grands cristallisoirs en verre servent pour les élevages plus restreints. Des bois en décomposition ou des pierres servent de support aux animaux et, de plus, facilitent leur prélèvement. La présence de plantes aquatiques très découpées comme les Myriophylles et Cératophylles suffit à oxygéner le milieu. Une partie de la faune et des détritus prélevés avec les Aselles contribue à recréer un excellent milieu naturel. Les animaux d'origine différente sont toujours séparés.

L'élevage individuel ou par couple ou celui des femelles isolées est utilisé pour tous les exemplaires en expérience et les témoins. Les boîtes de Pétri (9 cm de diamètre) avec des feuilles ou bois en décomposition comme support, brins de Myriophylle et détritus du milieu d'origine donnent de bons résultats.

B. — Conditions :

1) L'EAU.

L'eau de la ville de Nancy, stagnante en boîte de Pétri et cristallisoir, légèrement courante en aquarium, additionnée de quelques éléments détritiques du milieu d'origine donne entière satisfaction.

2) LA NOURRITURE.

La nourriture consiste en détritus du milieu d'origine et en feuilles mortes de peuplier, prélevées dans l'eau dans un état avancé de décomposition, séchées et immergées deux ou trois jours avant leur utilisation. Les Aselles apprécient beaucoup les Zoécies des Bryozoaires Phylactolèmes morts qu'elles broutent littéralement en libérant les statoblastes, mais cette nourriture n'est pas facile à leur procurer.

3) LA TEMPÉRATURE. .

Les conditions de température des élevages en laboratoire sont généralement différentes de celles de la nature, avec nivellement

des cycles saisonniers et des cycles journaliers. C'est pourquoi, avant d'entreprendre des travaux de biologie expérimentale sur la sexualité des femelles, j'ai élevé celles-ci à différentes températures (M. L. BALESDENT - MARQUET, 1955 b). Une élévation de température diminue la durée de chaque période d'intermue et agit également sur la reproduction.

Les températures d'élevage de 16° à 18° ont été conservées pour les élevages. Elles sont réglées par un dispositif thermostatique qui commande, soit une soufflerie d'air chaud, soit un radiateur électrique. Toutes les températures sont données en degrés centigrades.

4) LUMINOSITÉ.

Les animaux reçoivent directement la lumière du jour, ou cette lumière atténuée dans une étuve avec petite fenêtre vitrée.

5) ISOLEMENT..

La sexualité de certains Crustacés est perturbée par l'isolement, les femelles ne pondant qu'après un accouplement, comme les Talitres par exemple. Chez l'Aselle adulte, la ponte a lieu après la mue spéciale, que la femelle soit en présence d'un mâle ou non, et la durée de l'intermue qui suit la ponte est la même, que les œufs soit fécondés ou pas ; ceci permet d'étudier la sexualité femelle sur des femelles isolées.

III. — METHODES GENERALES D'EXAMEN

A. — Examens sur le vivant :

1) OBSERVATION DANS LA NATURE.

Le résultat de pêches effectuées à différentes saisons durant huit années, dont cinq dans la même station (n° 2), donne des renseignements concernant les points suivants : cycles sexuels, annuels, leurs variations en fonction de la taille de l'animal et du climat de l'année, la place de la puberté dans la vie de l'animal, ses rapports avec la taille des individus et avec les saisons, enfin la durée de vie.

Le petit bassin du Jardin Botanique, station à effectif limité, mais proche du laboratoire, a servi de point de comparaison constant vis-à-vis des élevages, soit au point de vue de la reproduction, soit au point de vue du développement des jeunes Aselles.

2) OBSERVATION AU LABORATOIRE.

La visite quotidienne (exceptionnellement après quarante-huit heures) des exemplaires en élevage individuel ou par couple permet de relever des exuvies en assez bon état de conservation ou de fixer des animaux proches de la mort. Comme nous le verrons, il ne faut pas espérer retrouver *tous* les caractères intéressants sur les exuvies. C'est pourquoi l'examen sur l'animal des modifications acquises lors des mues est essentiel, malgré son manque de précision. Cette étude se fait au microscope stéréoscopique, l'Aselle placé hors de l'eau sur papier humide. Elle demande certaines précautions, car il faut à la fois, maintenir sur le dos l'animal qui cherche à s'échapper, écarter ses pattes sans les traumatiser pour dégager les pièces et caractères sexuels placés face ventrale, et observer assez rapidement afin que l'animal ne se dessèche pas à la chaleur de la lampe.

3) MESURES SUR LE VIVANT.

La mesure de référence des Aselles étudiés est la longueur du corps (L), allant de la base des antennules à l'extrémité du pléotelson (fig. 1). Elle est évaluée à la loupe binoculaire. l'animal hors de l'eau, sa face dorsale posée sur du papier millimétré.

J'ai essayé de noter la taille des oostégites non fonctionnels des femelles, car elle varie cycliquement. Il est pratiquement impossible de mesurer rapidement ces pièces plaquées aux sternites, souvent transparentes et partant de la base de périopodes en mouvement. C'est pourquoi je n'ai pas procédé à une mesure véritable, mais à l'évaluation de la distance qui sépare les bords libres des oostégites de chaque paire au niveau du sternite, en particulier des troisième et quatrième paires, les plus visibles.

4) ANESTHÉSIE.

L'utilisation des vapeurs d'éther sulfurique m'a donné de bons résultats lors des anesthésies préopératoires. Certes, NEEDHAM (1950) a montré que le cœur de l'Aselle est du type neurogène, particulièrement sensible à l'éther ; en réalité, il ne faut pas procéder à une anesthésie poussée, mais réaliser seulement un réel engourdissement de l'animal. Dans ces conditions, les pléopodes respiratoires de l'Aselle se remettent progressivement à battre lorsque l'animal est à nouveau immergé. Cette anesthésie au vapeur d'éther n'entraîne aucune perturbation chez les témoins.

B. — Techniques de préparation post-mortem :

1) PIÈCES DU SQUELETTE EXTERNE.

Après dissection à l'aide de pinces d'horloger du type Dumont n° 5 ou 6, les pièces sont montées à l'alcool à 70° glycériné (1 vol. - 1 vol.) et les préparations lutées au vernis à ongle.

a) *A partir des exuvies :*

La conservation des exuvies est assurée par l'alcool à 75°, en tube. La coloration à l'acide pyrogallique à 1 % en solution alcoolique (70°) est utile pour les pièces transparentes (LANGERON).

Les exuvies m'ont bien servi pour l'étude de l'évolution de l'appareil génital externe des femelles masculinisées. En revanche, pour l'observation de l'évolution des oostégites non fonctionnels, je n'ai pu y avoir systématiquement recours, car ces pièces, très souples, se fripent et deviennent difficiles à observer

b) *A partir des animaux :*

Le prélèvement se fait à partir des animaux vivants, ou conservés dans l'alcool ou bien encore après fixation. Les appendices les plus épais subissent un traitement à la potasse à 10 % en solution aqueuse avant d'être montés à l'alcool glycériné.

2) ORGANES INTERNES.

a) *Préparation d'appareils génitaux après coloration et montage in toto.*

Les tractus génitaux ♂ ou ♀ sont prélevés et décollés à l'aide des pinces Dumont après ouverture de l'animal aux ciseaux de Wecker du côté ventral. Les préparations extemporanées fixées et colorées au carmin de Sémichon (LANGERON) apportent beaucoup de précisions sur la structure. Pour en faire des préparations durables, j'ai abandonné la méthode classique avec déshydratation et passage au xylène pour monter au baume, car elle ne convient absolument pas à ces tissus fragiles. J'ai mis au point un procédé qui me donne entière satisfaction ; son principe est d'éviter la déshydratation et d'utiliser l'alcool butylique normal comme intermédiaire entre l'alcool à 90° et le baume.

b) *Coupes histologiques s rie es.*

La fixation au picroformol de Bouin ou au liquide de Carnoy et lavage aux alcools   70  et 90  donne de bons r sultats ; la r section des p riopodes facilite la p n tration des diff rents liquides. L'utilisation de l'alcool butylique normal comme solvant interm diaire entre l'alcool   90  et la paraffine suivant la technique  prouv e par CAZAL (1948) s'est av r e extr mement valable : en effet, l'alcool butylique durcit moins les Arthropodes que les alcools  thyliques : lorsque les fixations s' chelonnent jour par jour en fonction des r sultats exp rimentaux manifest s dans les  levages, l'alcool butylique permet de conserver quelques jours les animaux fix s et de grouper les inclusions sans dommage pour les tissus.

Les colorations effectu es permettent des  tudes d'anatomie microscopique et d'histologie : h malun acide de Mayer- osine (LANGERON) ou trichromique de Masson modifi  par FOOT (1953) avec h matoxyline, fuschine - ponceau, vert lumi re ou bleu d'aniline ; l'association h malun acide de Mayer aux deux colorants cytoplasmiques du trichromique m'a aussi donn  de bons r sultats.

c) *Mesures - Dessins - Photographies.*

Les mesures de longueur du corps sont relev es sur papier millim tr , l'animal et le papier  tant observ s   la loupe ; les mesures microscopiques et les dessins sont effectu s   l'aide de la chambre claire O. P. L. ou du tube   dessiner Wild.

Les photographies de ces animaux de petite taille (  partir de 3 mm de long) n cessitent l'adjonction d'une chambre noire extensible entre l'objectif et le bo tier de l'appareil ; un syst me r flexe est indispensable pour la mise au point. Les photomicrographies sont r alis es   l'aide du dispositif B. B. T. et d'une Chambre Cornu.

DEUXIEME PARTIE

SEXUALITÉ D'ASELLUS AQUATICUS

INTRODUCTION

Cet Isopode est gonochorique et son dimorphisme sexuel bien marqué. De nombreux auteurs, depuis plus d'un siècle, ont étudié la morphologie et la physiologie sexuelle de ces Aselles. Leurs observations concernent surtout l'histologie des gonades, les transformations subies par la femelle lors de la ponte et durant le temps de l'incubation, enfin la morphologie des caractères externes mâles. Je résumerai les résultats de ces nombreuses recherches et j'y ajouterai des observations personnelles concernant les points suivants : la structure et le fonctionnement des gonades, des gonoductes et des glandes annexes, l'évolution des caractères sexuels externes de la femelle en dehors des périodes d'incubation, les variations de la date d'apparition de l'époque de la reproduction annuelle en fonction de l'âge des femelles, enfin le fait que la puberté se manifeste à différents âges selon les saisons.

Quelle classification adopter au sujet des caractères sexuels ? primaires et secondaires ? Les troisième et quatrième parties de ce travail permettront de classer certaines manifestations dans ce sens, mais pas toutes. Pour ne rien présumer du rôle endocrinien des gonades ou des glandes voisines, je préfère adopter, comme A. VEILLET (1945, p. 209), une classification en caractères sexuels externes et internes.

Les chapitres se succéderont dans cet ordre : étude des appareils génitaux internes d'abord, des caractères sexuels externes ensuite, car il est préférable de connaître l'évolution des gonades pour suivre celle des manifestations externes et en dernier, la physiologie de la reproduction.

CHAPITRE I

APPAREILS GENITAUX INTERNES

Les appareils génitaux sont constitués par les gonades, avec les éléments de la lignée germinale et les cellules voisines, par les gonoductes et par des glandes annexes. Avant de les décrire chez le mâle et chez la femelle adultes, je résumerai les travaux concernant les origines de la différenciation sexuelle.

I. — DIFFERENCIATION SEXUELLE

A. — Sexe génétique - Garniture chromosomique.

En 1938 a, VANDEL établit la formule chromosomique de *A. aquaticus* avec $n = 8$ et $2n = 16$ sans hétérochromosome ; il infirmait ainsi les résultats de I. DWORAK (1935) qui avait trouvé un hétérochromosome chez le mâle. Depuis, G. VITAGLIANO-TADINI (1958 a et b), étudiant le rapport des sexes dans la descendance des femelles d'une certaine population d'Aselles italiens, constate, à côté des cas normaux (50 % ♂ - 50 % ♀), des femelles monogènes ou bien présentant une tendance soit à l'arrhénogénie, soit à la thélygénie (terminologie de VANDEL, 1936, 1938 b).

C'est pourquoi cet auteur, et MONTALENTI pensent que le sexe serait déterminé chez l'Aselle aquatique par une série complexe de gènes, répartis sur les autosomes et qui pourraient se recombinaison de différentes manières (MONTALENTI et VITAGLIANO-TADINI, 1960 ; MONTALENTI, 1961).

B. — Différenciation sexuelle des gonades juvéniles.

L'étude des relations entre le sexe génétique et le sexe des glandes génitales reste un domaine encore bien inexploité.

G. VITAGLIANO-TADINI (1956) reconnaît le sexe des gonades chez les individus d'une quinzaine de jours, ayant un corps long de 1,2 à 1,3 mm et des gonades de 30 à 35 μ ; la différenciation se manifeste chez les exemplaires supposés mâles, par la migration vers l'avant de grosses cellules, initiales des éléments pariétaux qui entourent les testicules de l'adulte. Il est possible de les identifier plus tôt dans les coupes histologiques :

A la sortie du marsupium maternel, le sexe des gonades du jeune Aselle est identifiable par la position des cellules initiales des gonades dans le corps de l'animal (exemplaire de 1 mm $\pm$ 0,1 originaire de la station n° 2, en juin 1959). En coupe sériée, chez certains exemplaires, ces cellules sont situées de part et d'autre du vaisseau dorsal et chez d'autres, plus postérieurement, contre le septum qui sépare la cavité péricardique de la cavité viscérale ; il est logique de supposer, par analogie avec les adultes que les cellules situées le plus antérieurement sont les initiales des testicules et les autres celles des ovaires.

A la première mue post-natale, quelques jours après la sortie du marsupium, au moment où les jeunes Aselles acquièrent leur septième paire de péréiopodes, le sexe des gonades est histologiquement identifiable, les ovaires contenant de très jeunes ovocytes (un peu plus gros que les ovogonies ou spermatogonies).

Les voies génitales et les caractères sexuels externes n'apparaissent qu'après, durant la prépuberté.

II. — APPAREIL GENITAL INTERNE DU MALE

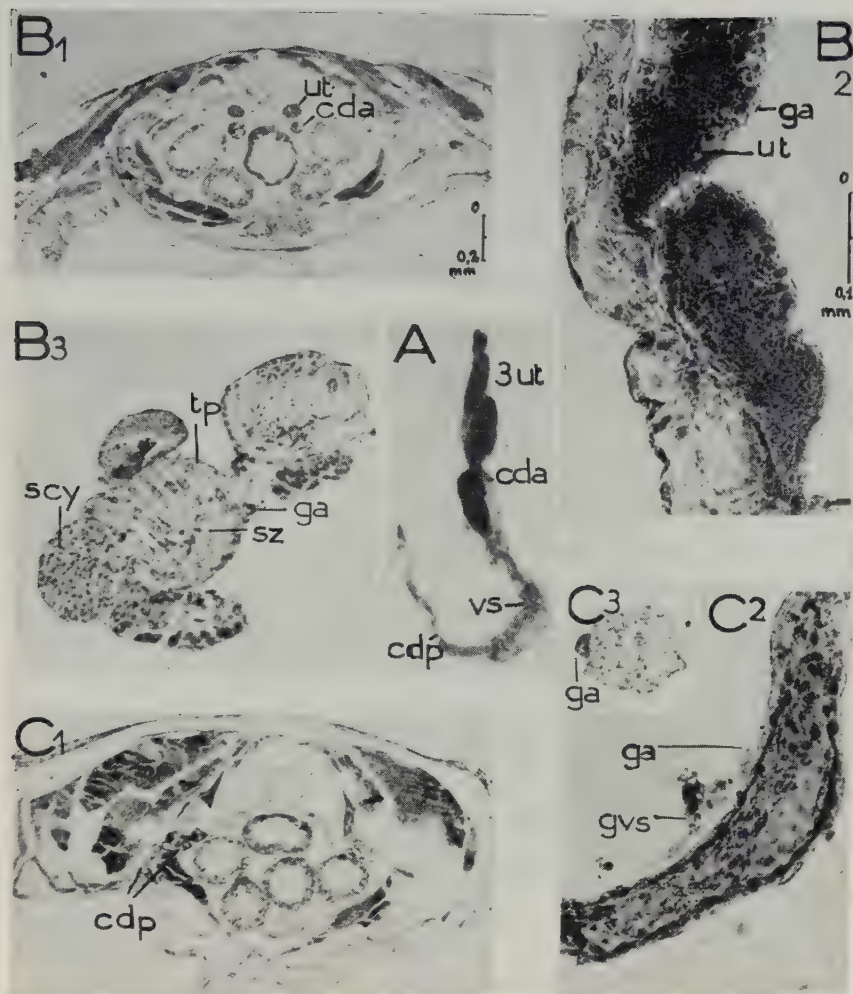
(fig. 2, p. 27).

Bien avant que les mâles ne s'accouplent, dès que leur corps atteint 3 ou 4 mm de long, la morphologie de leur appareil génital ressemble à celle de l'adulte, mais avec un nombre de cellules plus réduit.

A. — Position et morphologie.

La description globale correspond à celle que donne VANDEL (1925) au sujet des Isopodes en général. Les organes mâles sont pairs, symétriques ; de chaque côté, trois utricules testiculaires, plaqués contre les premiers tergites, se jettent dans une vésicule

FIG. 2
Appareil génital interne mâle



A. - Vue d'ensemble après extraction et coloration « in toto ». — B. - Utricules testiculaires : 1°) Coupe transversale du périnée au niveau des troisièmes utricules testiculaires ; 2°) Testicule coloré « in toto » ; 3°) Coupe de testicules isolés. — C. - Vésicule séminale et canal déférent : 1°) Coupe transversale au niveau du septième périonite ; 2°) Canal déférent coloré « in toto » ; 3°) Coupe de canal déférent isolé.

A, B₁, C₁ : même échelle ; B₂, B₃, C₂, C₃ : même échelle.
cd : canal déférent (cda : antérieur ; cdp : postérieur) ; ga : glande androgène ; gvs : glande de la vésicule séminale ; scy : spermato-
cytes ; sz : spermatozoïdes ; tp : tissu pariétal ; ut : utricule
testiculaire ; vs : vésicule séminale.

séminale qui traverse en oblique le péréion jusqu'à la base des septièmes paires de pattes, se transforme en un canal déférent plus étroit, décrit un coude, longe le bord postérieur du septième sternite et après un angle droit, arrive dans une papille génitale proche du plan de symétrie.

J'ajoute à cela que, chez *A. aquaticus*, les utricules testiculaires adhèrent les uns aux autres, que leur bord distal, arrondi, présente un filament suspenseur réduit à quelques cellules, et surtout qu'il existe des formations glandulaires de deux types cellulaires, visibles, en particulier dans la partie postérieure du tractus.

B. — Testicules : cellules pariétales et spermatogénèse.

En 1884, GILSON fait une étude sérieuse de la structure testiculaire et des stades de la spermatogénèse, plus exacte que celles de ZENKER (1854) et TERVE (1887). De grosses cellules pariétales tapissent d'une couche monocellulaire interne la fine membrane conjonctive de chaque utricule ; VANDEL, en 1947, montre que ce sont des cellules polyploïdes. A l'intérieur de cette assise, la spermatogénèse s'effectue indépendamment dans chaque utricule d'un bord à l'autre et de l'extrémité distale vers le canal. GILSON a mis en évidence le fait que les cellules pariétales, lors de la spermiogénèse, participent à la formation du flagelle des spermatozoïdes.

J'ajouterai les précisions suivantes : quelle que soit la saison où les mâles sont fixés, la spermatogénèse est active et l'on trouve toujours des spermatozoïdes dans la lumière de l'un ou de l'autre des utricules ; ceci correspond bien au fait que, même en période de repos sexuel, un mâle s'accouple avec une femelle dont la maturation ovarienne a été provoquée. A la fine paroi conjonctive, s'ajoute de rares fibres musculaires. Enfin, on peut observer à la base de certains utricules quelques groupes de cellules basophiles que les travaux exposés dans la troisième partie m'ont permis d'identifier comme cellules androgènes ; elles seront décrites avec les glandes annexes.

Du point de vue terminologie, j'adopte avec GILSON le qualificatif de pariétal pour les grosses cellules qui tapissent la paroi testiculaire ; ce terme est synonyme, chez les Isopodes, de : cellules bordantes (O. TUZET et BESSIÈRE, 1951), cellules folliculaires (SUGIYAMA, 1933 ; VITAGLIANO-TADINI et SOLIMA, 1954) et de tissu sertolien (LEGRAND, 1955).

C. — Voies génitales et cellules glandulaires annexes.

Elles ont fort peu attiré l'attention des chercheurs. Il est difficile de séparer l'étude des voies d'excrétion génitales, des groupes glandulaires voisins, car une région comme la vésicule séminale, par exemple, joue à la fois le rôle de canal d'évacuation des gamètes et de glande.

1) LES VÉSICULES SÉMINALES.

Elles s'étendent de chaque côté depuis le troisième utricule testiculaire jusqu'au septième péréionite.

Leur paroi se compose d'un endothélium très fin à noyaux minuscules et rares, du côté de la cavité générale et d'une assise intérieure de gigantesques cellules à cytoplasme basophile et noyaux subcirculaires (diamètre moyen de $20\ \mu$ - $30\ \mu$). Ces cellules passent d'une forme moyennement aplatie, au type pavimenteux, en fonction du degré de dilatation de la vésicule et cet élargissement peut aller du simple au double. Le polymorphisme cellulaire et la basophilie du cytoplasme sont caractéristiques d'une fonction, sécrétrice.

L'étude physiologique apporte une confirmation de cette fonction : lorsque cet organe se dilate, il n'est pas pour cela rempli de spermatozoïdes ; le produit sécrété ne peut l'être que par ces grosses cellules, seules présentes. La sécrétion semble précéder l'arrivée des spermatozoïdes et contribuerait ainsi à la formation du sperme.

2) LES CANAUX DÉFÉRENTS.

On peut considérer comme *canal déférent antérieur*, la région du tractus génital au niveau de laquelle arrivent les trois utricules testiculaires. Les deux premiers débouchent l'un près de l'autre, le troisième plus loin et, à partir de ce point, le canal s'évase en vésicule séminale. Au niveau du septième péréionite, la vésicule séminale se transforme en un *canal déférent postérieur* plus étroit qu'elle, longe le bord arrière du sternite et pénètre dans la papille génitale correspondante.

Les canaux déférents sont formés d'un mince endothélium du côté de la cavité générale de l'animal et d'une assise de cellules semblables à celles de la vésicule séminale, mais plus petites ; la

partie terminale du canal postérieur est formée de cellules dont les noyaux mesurent 4 à 5 μ de diamètre ; aucun sphincter ne sépare la vésicule séminale des canaux déférents.

3) LES CELLULES GLANDULAIRES ANNEXES.

Il serait facile de considérer toutes les cellules annexes des tractus génitaux comme une glande androgène ; chez les Oniscoïdes, LEGRAND et JUHAULT (1960) ont décrit comme androgènes des cellules dont les dimensions peuvent varier, chez un même individu, de 10 à 30 μ . Mais les expériences menées pour rechercher une éventuelle glande androgène d'une part, et la comparaison avec une glande bien définie comme celles des Amphipodes m'ont conduit à distinguer deux types de cellules (BALESDENT-MARQUET, 1958 e et troisième partie) (fig. 2, C 2, p. 27). .

a) *Glandes des vésicules séminales :*

Une formation avec cellules de grande taille, à noyau volumineux (15 à 30 μ de diamètre) et cytoplasme légèrement basophile forme une excroissance sur le bord externe de la vésicule séminale dans le septième péréionite ; on trouve aussi parfois une ou deux grosses cellules ailleurs le long de la vésicule séminale. La taille et la structure de ces cellules rappellent celle des éléments de la vésicule séminale, comme si la paroi de celle-ci formait des excroissances. Cette glande est plus développée au début de la période de reproduction que durant le repos automnal. La similitude de structure et la position suggèrent le nom de glande de la vésicule séminale.

b) *Glandes androgènes :*

Le deuxième type cellulaire, beaucoup moins apparent, se compose d'éléments plus petits et mieux groupés, en cordons courts ; ces formations se logent dans le voisinage de la première glande décrite et par endroit sur la vésicule séminale et le canal déférent antérieur jusqu'à la base des utricules testiculaires. Les cellules possèdent un cytoplasme assez basophile, peu abondant et des noyaux subcirculaires de 3 à 10 μ de diamètre. Si la présence et la forme des amas n'est pas constante (BALESDENT-MARQUET, 1960), cela est une variation individuelle et ne suit pas les cycles de reproduction. Cette glande sera étudiée en détail dans la troisième partie après l'exposé des expériences qui permettent de l'identifier.

III. — APPAREIL GENITAL INTERNE DE LA FEMELLE

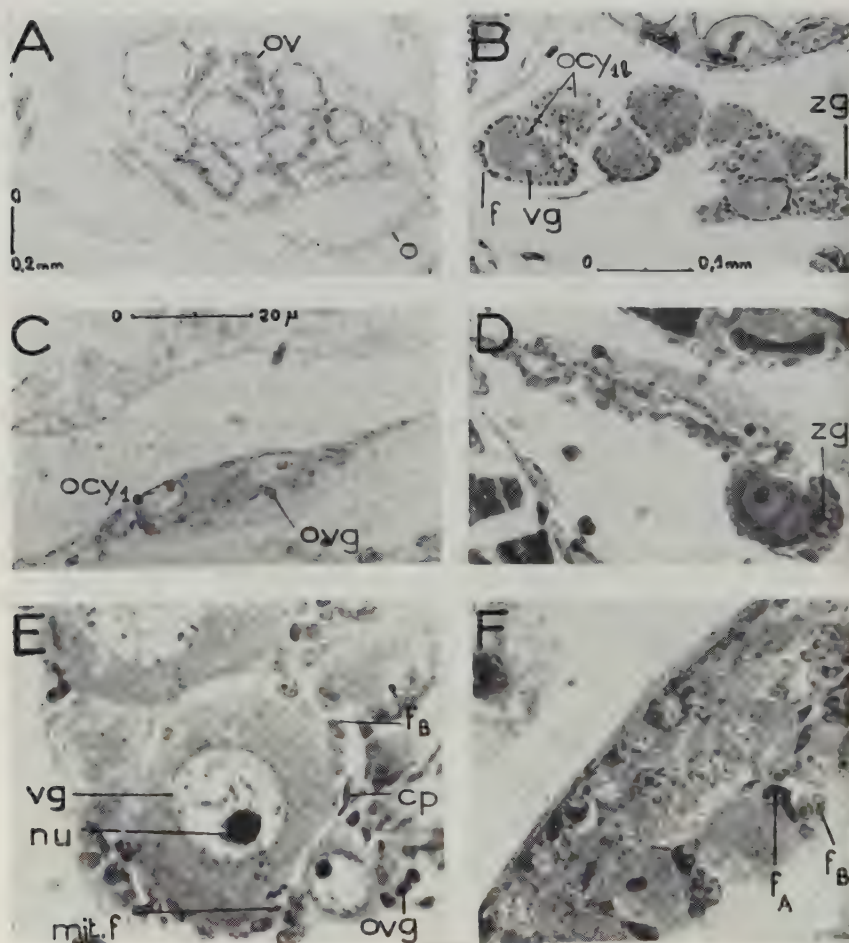
Je décrirai successivement la morphologie générale de l'appareil, la structure des ovaires avec la lignée germinale et les différentes cellules voisines au cours des cycles ovariens, celles des oviductes et d'une grande voisine de chaque orifice génital. Auparavant, il est indispensable d'exposer brièvement les grandes lignes de la biologie sexuelle des femelles, question étudiée plus en détail dans le chapitre physiologie de la reproduction

En période de reproduction, l'Aselle femelle adulte effectue des mues particulières dites parturielles (M. P.) ; comme pour toutes les mues d'Isopodes, l'opération se fait en deux temps. La libération de l'exuvie postérieure d'abord, amène l'agrandissement des orifices génitaux (cinquième péréionite), ce qui permet au mâle de féconder la femelle. L'expulsion de l'exuvie antérieure libère quatre paires d'oostégites (quatre premiers péréionites) fonctionnels formant un marsupium qui recouvre les orifices génitaux. La femelle pond ensuite. Après l'incubation et la mise-bas des jeunes Aselles, la femelle perd son marsupium au cours d'une mue intermédiaire (M. I.) qui donne naissance à des oostégites non fonctionnels, et des orifices génitaux plus réduits. Ce cycle se produit plusieurs fois pendant les saisons de reproduction, mais ensuite les femelles n'effectuent plus que des mues normales (M. N.) qui caractérisent la période de repos sexuel.

A. — Position et morphologie (fig. 3, p. 32).

Cet appareil a été souvent étudié. Les dernières descriptions sont de VANDEL (1925) et de V. HAEMMERLI-BOVERI (1926). Deux ovaires symétriques occupent une position dorsale par rapport au tube digestif et au quatre caecums hépato-pancréatiques et s'étendent dans tout le péréion. Un court filament suspenseur prolonge chaque extrémité. Mince et translucide après la ponte, l'ovaire prend ensuite une teinte blanc ivoire et s'élargit au fur et à mesure que les ovocytes se développent. Sur son bord externe un fin ruban plus réfringent correspond à la zone germinative ou germigène et aux jeunes ovocytes. Une mince paroi conjonctive à noyaux rares et plats entoure l'ensemble. Au milieu du bord externe de chaque ovaire s'insère un oviducte qui traverse la cavité générale en passant dorsalement par rapport aux caecums digestifs, pour aboutir aux orifices génitaux situés sur le cinquième sternite à la base des péréiopodes. Le volume maximal de l'ovaire croît

FIG. 3
Cycles et structure des ovaires



A. - Coupe transversale d'une ♀ au niveau du troisième péréonite, au moment de la mue intermédiaire. — B. - Coupe transversale d'un ovaire pendant la période annuelle de repos sexuel. — C. - Coupe transversale d'un ovaire après la mue parturitive et avant la ponte. — D. - Coupe transversale d'un ovaire deux jours après la ponte. — E. - Cellules protectrices et cellules folliculaires. — F. - Cellules folliculaires du type A et du type B.
C, D, E, F : même échelle.

cp : cellules protectrices ; fA, fB : cellules folliculaires type A ou B ; mi : mitose ; nu : nucléole ; o : oostégite ; ocy1 : ovocytes I, a, au début de la première phase d'accroissement, b en fin de cette phase ; ovg : ovogonie ; vg : vésicule germinative ou noyau des ovocytes I ; zg : zone germinative.

avec le nombre d'ovules et parallèlement à l'âge de la femelle : par exemple, dans un seul ovaire, 8 œufs chez une femelle de 4 mm ; 100 chez une de 9 mm.

B. — **Structure des ovaires et cycles ovariens** (fig. 3 B, C, D).

Nous verrons successivement : la paroi de l'ovaire, la lignée germinale qui a déjà fait l'objet de nombreux travaux, enfin les cellules qui ne font pas partie de la lignée germinale et qui sont globalement appelées folliculaires ; je me suis particulièrement intéressée à ce dernier tissu.

1) LA PAROI.

Son épaisseur minime, de l'ordre de 1 μ , la rareté de ses noyaux laissent penser qu'elle ne joue qu'un rôle de limite. Elle n'est pas extrêmement élastique et se plisse finement après la ponte. Quelques fibres musculaires longitudinales la double extérieurement du côté de la zone germinative.

2) LA LIGNÉE GERMINALE.

Les premières études histologiques de femelles d'Aselles à différents âges remontent à LEICHMANN (1891 b) : on sait que l'ovogénèse s'effectue tout le long de l'ovaire du bord externe où se situe le germigène vers le bord interne ; HAEMMERLI-BOVERI décrit globalement cette évolution. Avant de souligner les différences observées dans le déroulement de l'ovogénèse en fonction des divers cycles sexuels, je regrouperai les études partielles du processus lui-même en y ajoutant comme points de repaire, les tailles des noyaux ou des cellules correspondant aux différents stades.

a) *Processus de l'ovogénèse.*

— Les ovogonies sont logées sur un rang dans la zone germinative ; leurs noyaux, très basophiles, subsphériques, sont petits ; 2 à 3 μ de diamètre.

— Les ovocytes I représentent, comme pour toutes les cellules germinales femelles, le stade le plus long. La cellule prend des formes variées en fonction des compressions subies ; ramenée aux dimensions d'une sphère, on peut évaluer son diamètre, extrêmement variable de 7 μ à 500 μ , puisque l'ovocyte I fait la synthèse d'un abondant cytoplasme et du vitellus.

Dans une *première phase* (jusqu'à 75 à 100 μ), le cytoplasme augmente de volume et le noyau aussi (de quelques microns à 30 μ) ; ce noyau ou vésicule germinative est alors central ; il contient un nucléole-sphérique de 3 à 10 μ de diamètre. MONTEFOSCHI et MAGALDI (1953) soulignent le synchronisme de l'évolution de la vésicule germinative et de celle du cytoplasme, avec passage de la substance nucléolaire dans le cytoplasme, tandis que les chromosomes resteraient bloqués au stade pachytène (ovocytes 15-20 μ à 100 μ).

Dans une *deuxième phase*, le cytoplasme se charge progressivement d'éléments acidophiles et la vitellogénèse s'effectue (100 à 400 μ) ; la vésicule germinative devient excentrique. A la fin de cette période, se situe la métaphase de la division hétérotypique (VANDEL, 1947). Par injection d'adénine marquée au Carbone 14, Van den BROEK et TATES (1961) mettent en évidence deux périodes de synthèse maximale dans les ovocytes : au début de la vitellogénèse et à la fin, qui correspond au moment de la maturation nucléaire.

L'émission des globules polaires est en effet contemporaine de la ponte et de la fécondation qui a lieu dans l'oviducte (LEICHMANN, 1891 a ; VANDEL, 1947).

b) *Ovogénèse et cycles sexuels.*

Les coupes sériées de 35 femelles adultes choisies à différents moments des cycles sexuels permettent de faire les corrélations suivantes :

- *Pendant la période de reproduction* : l'évolution de l'ovaire au cours du cycle MP - MI - MP est résumée par la figure 3 A, C, D, p. 32 : après la ponte, l'ovaire, presque vide, conserve uniquement la zone ovogoniale et un lot d'ovocytes à des degrés d'évolution différents, mais dont le diamètre maximum est de l'ordre de 20 μ . Pendant l'incubation des embryons, l'accroissement de taille des ovocytes est lent (jusqu'à 75-100 μ) ; mais après la mue intermédiaire et bien que l'intermue MP - MI devienne deux fois moins long que le précédent, l'évolution des ovocytes devient fort rapide, cumulant les deux phases de synthèse les plus marquées.
- *Pendant la période du repos sexuel* (fig. 3 B) : cette phase sexuelle du cycle annuel s'étend sur plusieurs mois dans la nature ; elle est entrecoupée par plusieurs mues

normales. Du point de vue ovarien, elle correspond au développement MI - MP de l'époque de reproduction. Il s'agit donc d'un ralentissement considérable de l'ovogenèse se situant à la fin de la première phase et au début de la seconde phase du développement des ovocytes.

3) CELLULES OVARIENNES DIFFÉRENTES DES ÉLÉMENTS DE LA LIGNÉE GERMINALE (fig. 3 E et F, p. 32).

Les cellules qui accompagnent la lignée germinale dans l'ovaire sont peu étudiées chez les Peracarides. L'explication la plus détaillée que l'on ait sur leur origine, leur aspect, leur évolution est donnée par VANDEL (1925) : « Les ovules sont entourés par une couche de cellules aplaties, fournies par le germigène et qui représentent les cellules folliculaires. Elles disparaissent quand l'ovule a atteint son complet développement ». Les différents auteurs qui ont décrit les gonades des Péracarides considèrent comme folliculaires toutes les cellules qui n'appartiennent pas à la lignée germinale. En fait, des coupes effectuées à différents moments des cycles de reproduction permettent d'identifier deux sortes de cellules en dehors de la lignée germinale.

a) *Des cellules protectrices* (fig. 3 E).

Ce sont des cellules plates, à noyau allongé ($10\ \mu/2\ \mu$ par exemple), identifiables au niveau de la zone germinative et de celle des jeunes ovocytes. Leur structure nucléaire, constante, montre une chromatine compacte, le cytoplasme très mince se confond avec le bord de l'ovocyte. Leur nombre est très réduit.

Leur origine est vraisemblablement somatique puisque leur aspect diffère de celui des ovogonies. La constance de leur structure, la faible épaisseur de leur cytoplasme sont des arguments en faveur d'un rôle protecteur ou de maintien de la zone à ovogonies et jeunes ovocytes.

b) *Les cellules folliculaires* (fig. 3 E et F).

Ce sont des cellules plus ou moins prismatiques ou polyédriques suivant leur position, avec un noyau subsphérique de 5 à 7 μ de diamètre et de dimension $8\mu/6\ \mu$. On ne peut les identifier dans le germigène, mais seulement dans la zone où les ovocytes ont commencé à accroître leur volume cytoplasmique ou bien présentent des noyaux avec des figures de prophase méiotique. Elles se logent

entre les jeunes ovocytes ou *autour* de ceux qui ont atteint une taille moyenne, d'où la dénomination de folliculaire adoptée par les auteurs, par analogie avec les abondantes cellules folliculeuses qui entourent l'ovocyte des Mammifères. Leur taille et leur structure nucléaire varie ; elles se présentent donc sous différents aspects que l'on peut grouper en trois types :

- A : cellules « foncées », chromatine compacte dans un noyau irrégulier ;
- B : cellules « claires » chromatine en grain dans un noyau sphérique et cytoplasme qui peut s'enrichir de vacuoles ; elles se multiplient par mitose (fig. 3 E), même dans la zone à ovocytes de taille moyenne ;
- C : elles s'aplatissent autour des ovocytes en vitellogénèse et dégénèrent.

Les expériences parallèles d'ovariectomie et d'irradiation aux rayons X des femelles (quatrième partie) permettent d'attribuer aux cellules du type B un rôle endocrinien avec élaboration d'une hormone indispensable à la formation des caractères sexuels temporaires liés à la ponte et l'incubation.

C. — Oviductes, formations annexes et cycles sexuels

(fig. 4, p. 37).

Il existe deux formations annexes : une vaste poche formée par un renflement temporaire de l'oviducte et un groupe de cellules glandulaires proche de chaque orifice génital. L'oviducte et sa poche présentent des variations notables parallèlement aux cycles sexuels de la femelle.

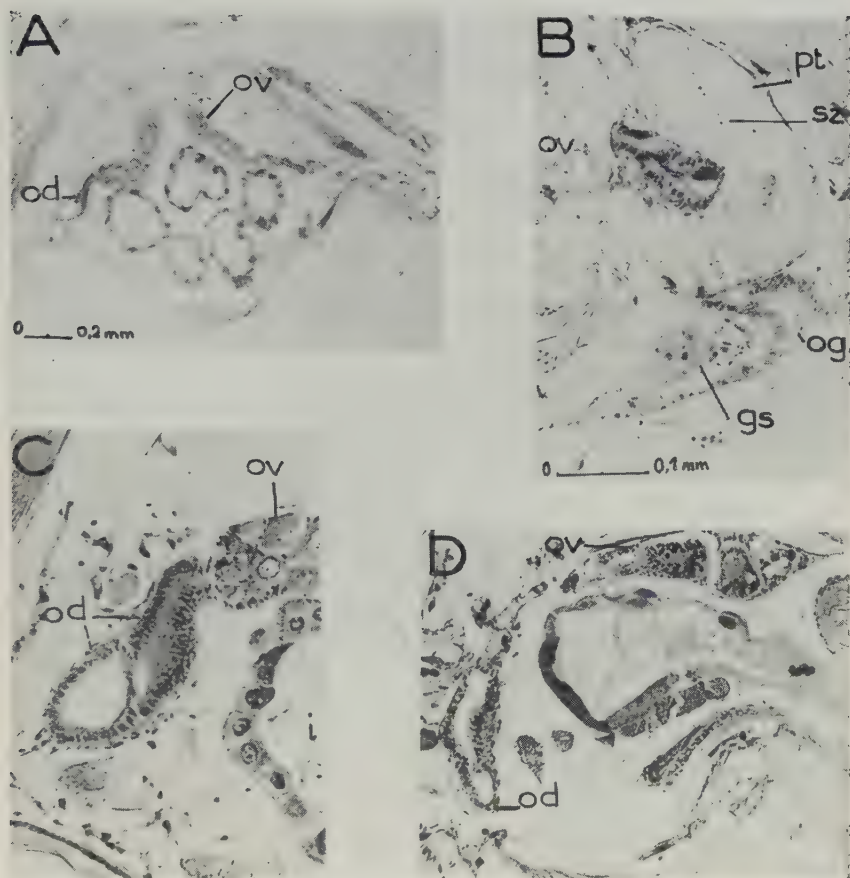
1) OVIDUCTES.

LEICHMANN (1891 b) a décrit leur paroi, formée d'un épithélium prismatique interne et d'un peu de conjonctif du côté de la cavité générale. On peut observer en plus, des fibres musculaires parallèles à la lumière de l'oviducte, d'une manière discontinue. Leur contraction permet l'élargissement de l'oviducte au moment de la ponte. Au niveau de l'orifice génital, l'exosquelette pénètre à l'intérieur de l'oviducte.

Tendu quand l'ovaire est vide, ce canal est coudé quand l'ovaire, plein d'ovocytes, s'élargit. Au moment de la mue partu-

FIG. 4

Oviductes et formations voisines



A. - Coupe transversale d'une ♀ au niveau des oviductes. Mue intermédiaire. — B. - Oviducte, poche temporaire au maximum de son développement et glande sternale, quelques heures après la copulation et la mue parturienne, et juste avant la ponte. — C. - Oviducte à la première mue normale de la période de repos sexuel ; vestiges de la poche de l'oviducte. — D. - Oviducte au milieu de la période de repos sexuel ; absence de poche de l'oviducte.

B, C, D : même échelle.

gs : glande sternale ; og : orifice génital ; ov : ovaire ; od : oviducte ; pt : poche temporaire de l'oviducte ; sz : spermatozoïdes.

rielle, l'orifice génital s'agrandit et, de ce fait, l'oviducte aussi dans sa région distale. Un peu avant, la partie moyenne de l'oviducte évolue en une véritable poche.

2) POCHE TEMPORAIRE DES OVIDUCTES.

LEICHMANN (1891 b) a brièvement décrit et dessiné cet énorme poche due à un élargissement de l'oviducte. Personne depuis, à ma connaissance, n'a apporté de précision à ce sujet et n'en a étudié les modifications en fonction des cycles sexuels.

a) *Description* (fig. 4 B).

Dans sa partie moyenne, coudée, l'oviducte subit une modification assez spectaculaire au moment de la mue parturielle. Une poche de 260 à 300 μ de large chez une femelle de 7 - 8 mm se forme à partir de la paroi même du conduit, qui se distend énormément ; l'épithélium prismatique est devenu pavimenteux. Chez une femelle fixée après la fécondation et avant la ponte, on y trouve du sperme, mais on trouve aussi des spermatozoïdes dans la partie de l'oviducte voisine de l'ovaire. Les muscles parallèles à l'oviducte s'insèrent à son niveau et sa présence facilite le passage des œufs.

Après la ponte, cette poche régresse et à la mue intermédiaire (fig. 4 A) reste un renflement de l'oviducte au niveau du coude ; mais l'épithélium interne a retrouvé sa structure prismatique. Pendant la période de repos sexuel, elle s'estompe complètement (fig. 4 D), mais lentement, car lors de la première mue normale annuelle, sa trace persiste encore (fig. 4 C). Cette formation est un caractère sexuel interne lié à la fécondation et la ponte.

b) *Interprétation et dénomination*.

Cet organe ne peut s'appeler réceptacle séminal, terme choisis par LEICHMANN, car onze ans auparavant, SCHÖBL (1880) désignait par ce terme une formation chitineuse bien différente, au niveau de l'orifice génital des Oniscoïdes. On ne peut non plus la nommer spermathèque, car elle n'est pas l'homologue fonctionnel de la formation décrite sous ce nom par VANDEL (1925) chez les Oniscoïdes du genre *Spiloniscus* ; dans ce cas, en effet, le sperme y est déposé une fois par an et sert à féconder les ovules de plusieurs pontes, tandis que chez l'Aselle la fécondation précède chaque ponte et la poche de l'oviducte s'estompe ensuite pour se reformer lors de chaque mue parturielle. D'autre part, chez l'Aselle sa présence est nécessaire au passage des œufs. Pour ces diverses raisons, j'ai adopté le terme de *poche temporaire de l'oviducte*.

3) GLANDES GÉNITALES SERNALES (fig. 4 B).

LEICHMANN (1891 b) signale près du bord interne de chaque orifice génital un renflement interne de l'hypoderme sternal, particulièrement visible au moment de la mue parturienne. Des cellules sécrétrices voisines des oviductes se rencontrent chez les Isopodes terrestres (VANDEL, 1925 ; MACCANO-PAULUCCI, 1951), mais chez l'Aselle, cet amas est séparé de l'appareil génital.

Cet ensemble de cellules volumineuses se loge dans l'angle interne que forme chaque oviducte avec le sternite, au milieu du conjonctif voisin de chaque orifice génital et un peu postérieurement par rapport à eux.

Cette formation ne présente pas de canal excréteur, ce qui écarte l'hypothèse d'une glande exocrine annexée aux fonctions de l'accouplement ou de la ponte. Aucun faisceau de fibres nerveuses, aucune formation sensorielle cuticulaire n'apparaît dans son voisinage, ce qui écarte l'idée d'un organe sensoriel.

La taille et la forme de l'organe, la précision des contours varient beaucoup au cours des cycles de mues des femelles et suggère l'hypothèse d'une formation glandulaire. Cet amas est très net au moment de la mue parturienne, de la mue intermédiaire ou de la mue normale ; il prend à ce moment, une forme grossièrement arrondie pouvant atteindre 50 à 70 μ de diamètre, et ses cellules volumineuses, avec un cytoplasme abondant peuvent atteindre 20 μ , 30 μ de long et renferment un noyau rond de 10 μ à 30 μ de diamètre. Au milieu de l'intermue, sa structure s'estompe au milieu du conjonctif environnant. Ces variations cycliques ne sont pas liées à la mue, car les mâles ne possèdent pas d'organes semblables ; mais les variations sexuelles cycliques des femelles sont intimement liées au rythme des mues et ceci suggère l'hypothèse d'une glande endocrine liée à la sexualité de la femelle.

Les résultats obtenus après la castration chirurgicale (BALESDENT-MARQUET, 1963 b) apporte une preuve à cette hypothèse en mettant en évidence le rôle que joue cette glande vis-à-vis de l'évolution des oostégites permanents ; les expériences d'irradiation confirment ce fait. On peut donc considérer cet organe comme appartenant à l'appareil génital femelle et le nommer glande génitale sternale. Elle sera étudiée à la fin de la quatrième partie.

CHAPITRE II

CARACTERES SEXUELS EXTERNES

Faut-il adopter une classification en caractère liés à la reproduction ou indépendants de cette fonction ? Cela n'est pas toujours aisé à préciser. Le choix entre les variants sexuels et les caractères qui ne le sont pas est plus séduisant ; mais les variations des organes peuvent aller jusqu'à leur absence dans un des sexes, comme c'est le cas pour les oostégites. Par ailleurs, certains ensembles groupent des pièces d'origine diverse. C'est le cas de l'appareil génital externe du mâle ; il comprend : deux paires de pléopodes qui représentent bien des variants sexuels, et les papilles génitales qui coiffent l'extrémité des canaux déférents ; elles appartiennent embryologiquement aux tractus génitaux, morphologiquement au péréion et n'ont absolument pas d'homologue femelle.

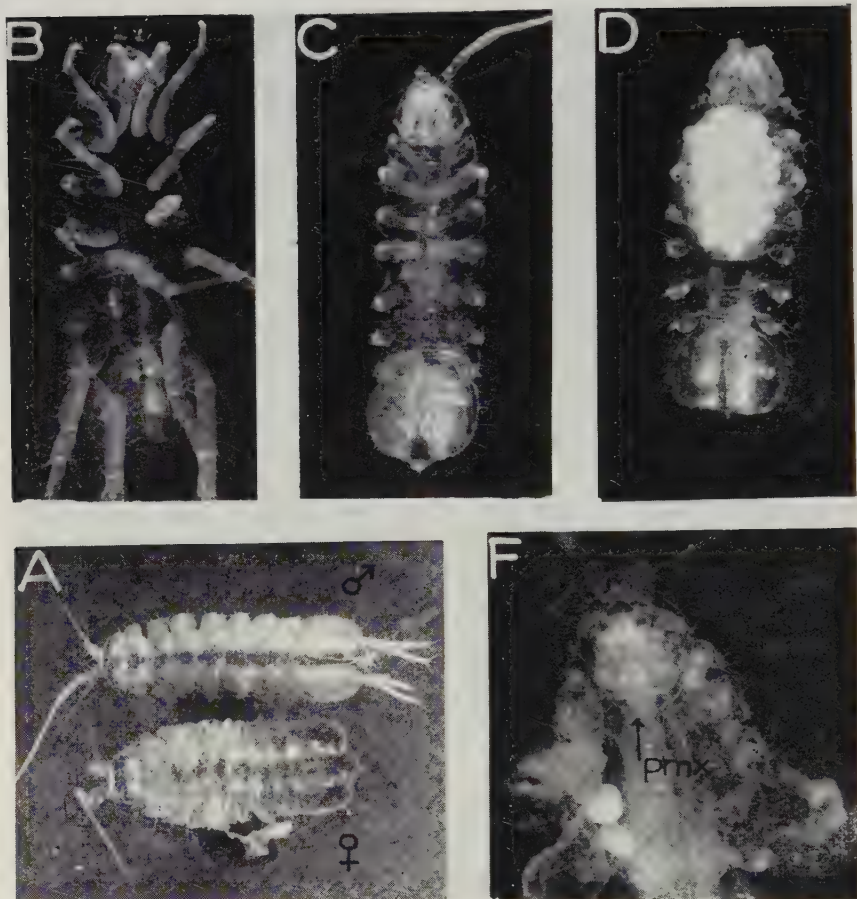
Pour toutes ces raisons, j'adopte le plan suivant : les variants sexuels, sans parler de tous, simplement pour éviter les répétitions que causeraient les descriptions parallèles du mâle et de la femelle. l'appareil génital externe mâle, les caractères femelles directement liés à la fécondation, la ponte et l'incubation, puis leurs variations.

I. — VARIANTS SEXUELS

A. — Le corps.

Le mâle acquiert une taille maximale supérieure à celle de la femelle : Van EMDEN (1922), Allemagne du Nord, ♂ 12, ♀ 8 mm et région de Leipzig, ♂ 20, ♀ 15 mm ; NEEDHAM (1937), Angleterre, ♂ 14,3 ♀ 12,5 mm ; son étude sur la croissance relative des segments et des péréiopodes confirme ce trait du dimorphisme ;

FIG. 5
Dimorphisme sexuel



A. - Mâle et femelle porteuse d'une poche incubatrice, vue par la face tergale. — B. - Mâle, face sternale, péréiopode 1 et 4 ; appareil génital externe (L : 10 mm). — C. - Femelle, face sternale, en dehors des incubations ; oostégites ; pléopode 2 (L : 6,5 mm). — D. - Femelle, face sternale, pendant une incubation (L : 6,5 mm). — E. - Femelle, face sternale, détail de la palette soyeuse des maxillipèdes.

L : longueur du corps ; pmx : palette soyeuse des maxillipèdes.

en Lorraine, ♂ 14, ♀ 11 mm, mais rarement. Dans chaque couple d'exemplaires jeunes ou âgés, le mâle est d'ailleurs toujours plus grand que la femelle. Le dimorphisme saisonnier dont parle Van

EMDEN (1922), avec les grands mâles de printemps et les petits mâles d'automne, est un terme bien superflu qui correspond seulement au fait que les couples les plus âgés disparaissent après les premiers accouplements ou les premières incubations de l'année.

Les quatre premiers péréionites de la femelle s'élargissent au moment de l'incubation ; cette étude s'insère dans la description des caractères périodiques femelles (fig. 5 A).

B. — Appendices

(RACOVITZA, 1919 a) - fig. 1 A et B, p. 12 ; fig. 5, p. 42.

Les antennes mâles dépassent la longueur du corps, celles des femelles, non. Les *maxillipèdes* de la femelle subissent des transformations pendant et en dehors de l'incubation ; elles seront décrites avec les caractères périodiques. Le propodos des *péréiopodes I* des mâles porte une apophyse munie de trois épines et d'une fine ornementation. Chaque *péréiopode IV* mâle est réduit ; le carpos et le propodos prennent une forme légèrement arquée et se garnissent de soies rigides, formant ainsi de chaque côté du corps une sorte de « crochet nuptial » que le mâle passe entre les deuxième et troisième péréiopodes de la femelle pour la tenir avant l'accouplement. Enfin, les *péréiopodes VI et VII* sont proportionnellement plus long chez le mâle ; les *pléopodes 1 et 2* sont adoptés comme caractères spécifiques, ils diffèrent énormément dans les deux sexes : chez la femelle, le pléopode I est absent, le second, petit et circulaire. Chez le mâle, ces deux paires de pléopodes sont spécialisées en gonopodes ; nous verrons leur morphologie en même temps que celle des papilles génitales, en groupant l'ensemble sous le terme d'appareil génital externe mâle.

II. — APPAREIL GENITAL EXTERNE MALE

A. — Morphologie chez l'adulte.

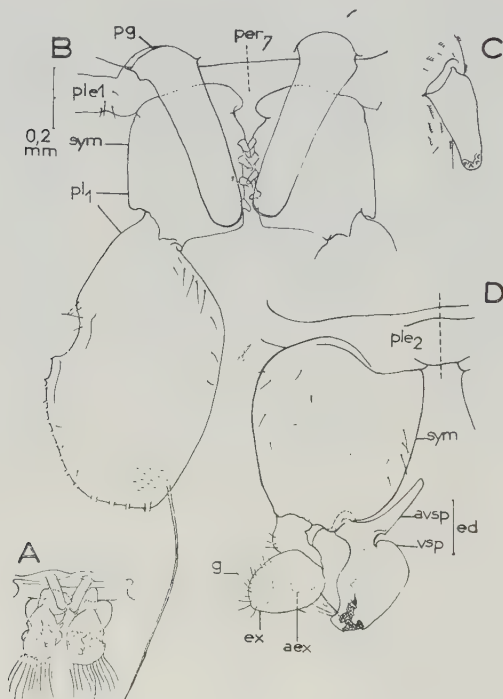
En 1919 (a), le systématicien RACOVITZA propose une diagnose de l'espèce *aquaticus* avec une étude des pléopodes mâles qui sont des caractères spécifiques. En 1930, MAERCKS, dans une publication de cent pages, détaille la morphologie, la musculature et le fonctionnement de cet appareil génital.

Il se compose de trois parties toutes symétriques et groupées les unes au dessous des autres (fig. 6, p. 44).

— Deux papilles génitales : elles coiffent les canaux déférents sur le bord postérieur du septième sternite. J'adopte avec MAERCKS

FIG. 6

Appareil génital externe d'un mâle de 12 mm de long, vue sternale



A. - Positions relatives des différentes pièces. — B. - Papilles génitales et pléopodes 1 droit. — C. - Détail du premier crochet du sympodite droit. — D. - Pléopode 2 droit. - L'échelle est la même que celle de B.

aex : apophyse sternale de l'exopodite sur laquelle s'appuie l'apophyse de la vésicule spermatique lors de la copulation ; avsp : apophyse de la vésicule spermatique ; ed : endopodite ; g : soie glabre des exopodites des pléopodes 2 ; per : péréonite ; pg : papille génitale ; pl : pléopode ; ple : pléonite ; sym : sympodite ; vsp : vésicule spermatique.

le terme de papille génitale et non celui de pénis (RACOVITZA) ou stylet copulateur (NEEDHAM, 1938), car cet organe sert à introduire le sperme dans un réservoir spermatique du mâle et pas dans les voies génitales femelles.

— Les pléopodes 1 : ils constituent une lame protectrice pour les organes copulateurs sous-jacents.

— Les pléopodes 2 : chaque endopodite est différenciée en une poche ; il est à la fois une vésicule spermatique et l'organe copulateur ; chaque exopodite sert de point d'appui à l'endopodite lors de la fécondation.

B. — Développement.

RACOVITZA (1919 b) établit le premier un processus de l'organogenèse des gonopodes d'après l'étude de deux jeunes mâles de 3,5 et 4 mm de long. NEEDHAM (1938) décrit différentes phases de la formation de l'appareil génital externe des jeunes mâles de 2,5 à 5 mm.

L'étude des femelles en voie de masculinisation par greffe de glandes androgènes montre que l'évolution de cet appareil est semblable chez ces exemplaires adultes et chez les animaux prépubères qui deviennent mâles. La taille supérieure des appendices de ces Aselles qui mesurent de 5 à 9 mm de long et les nombreuses figures intermédiaires observées sur les exuvies permettent de fixer les étapes du processus de formation de l'ensemble de ces organes mâles d'une manière plus détaillée et plus précise (troisième partie).

III. — CARACTERES SEXUELS EXTERNES FEMELLES LIES A LA FECONDATION, A LA PONTE ET A L'INCUBATION

La poche incubatrice ou marsupium des Aselles, comme celui des différents représentants des Peracarides, est bien connue chez les femelles gestantes ; les pièces qui la composent représentent des caractères liés à l'incubation, sous leur forme fonctionnelle. Les deux orifices génitaux sont des caractères liés à la fécondation et à la ponte lorsqu'ils se montrent sous leur forme fonctionnelle également. Chez les Aselles, toutes ces manifestations de la fonction reproductrice de la femelle apparaissent ensemble, au moment de chaque mue parturielle. En dehors des incubations, ces caractères persistent sous des formes non fonctionnelles ; ce fait propre aux sous-ordres d'Isopodes inférieurs, en particulier aux Aselles, est fort intéressant du point de vue des études sur le déterminisme des caractères sexuels ; chez *Asellus aquaticus*, en particulier, les formes non fonctionnelles varient : les caractères non fonctionnels changent d'aspect selon qu'ils naissent lors d'une

mue intermédiaire, entre chaque incubation, ou lors des mues normales pendant l'époque du repos sexuel. Ces différences ont été simplement signalées en 1958 (a) et en 1959 (M. L. BALESDENT et A. VEILLET).

Nous verrons successivement la description de ces caractères sexuels avec les formes fonctionnelles ou non pour chaque catégorie et les relations avec l'état ovarien, puis leur développement, la classification et les comparaisons qui la justifient.

A. — Morphologie et évolution cyclique.

1) CARACTÈRES LIÉS A LA FÉCONDATION ET A LA PONTE : LES ORIFICES GÉNITAUX.

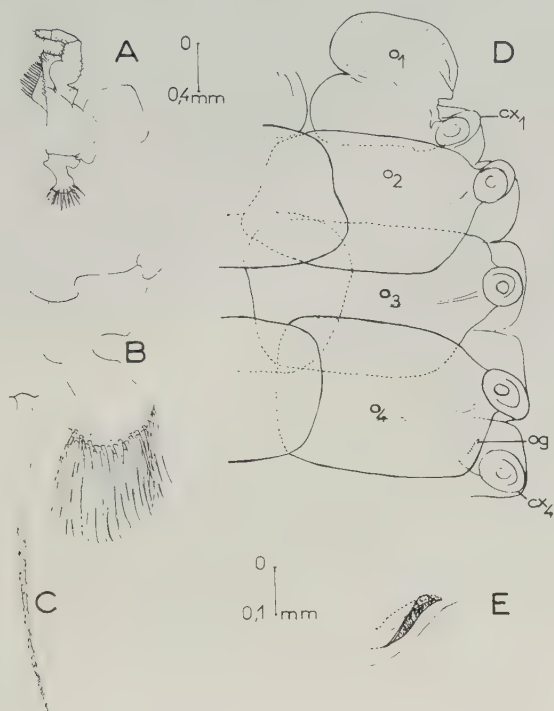
Deux orifices génitaux en forme de fente s'ouvrent en oblique à la base des coxas des péréiopodes sur le cinquième sternite. Après SARS (1867), LEICHMANN (1890) et TCHETWERIKOFF (1911), MAERCKS (1930) étudie la morphologie de deux aspects acquis par ces orifices : après la mue parturielle d'une part, et après les mues intermédiaires et les mues normales d'autre part.

— La forme fonctionnelle (fig. 7) : au moment de la mue parturielle et pendant toute l'incubation, l'orifice atteint sa longueur maximum et le bord interne présente une ornementation dans sa partie antérieure. D'une part, cet agrandissement permet à l'endopodite copulateur mâle de pénétrer en partie dans l'oviducte, vraisemblablement jusqu'au procès cylindrique de l'organe copulateur qui viendrait s'appuyer au niveau de la zone ornementée. D'autre part, cet allongement est indispensable au passage des œufs lors de la ponte ; j'ai pu observer que les œufs s'allongent et réduisent leur diamètre d'un tiers environ au moment où ils franchissent les bords de cet orifice, pourtant souples. Qu'ils s'agissent de femelles prélevées dans la nature ou dans les élevages témoins, l'ouverture des orifices génitaux correspond à un état ovarien proche de la ponte, sans exception.

— Les formes non fonctionnelles (fig. 8) : ce sont de simples fentes à bords contigus. MAERCKS estime la longueur de l'orifice au tiers de celle de la forme de ponte, qu'il s'agisse de l'orifice génital acquis lors d'une mue intermédiaire ou lors d'une mue normale. En fait, chaque mue intermédiaire donne naissance à une fente d'une taille voisine de celle qui naît lors de mue parturielle, mais à bords contigus, l'ornementation du bord interne

FIG. 7

Caractères sexuels périodiques des femelles
apparaissant à chaque mue parturielle



A. - Maxillipède gauche, vue sternale. — B. - La palette soyeuse de ce maxillipède. — C. - Détail d'une soie de la palette. — D. - Oostégites fonctionnels, vue sternale, côté gauche ; places relatives des huit oostégites. — E. - Détail de l'orifice génital fonctionnel. A et D : même échelle ; B et E : même échelle ; C : B $\times$ 4.

cx : coxa des péréiopodes ; o₁ à o₄ : oostégites 1 à 4 ; og : orifice génital.

est encore marquée. Les mues normales ne font plus apparaître que des fentes simples à bords contigus dont la longueur minimale est environ le tiers de la longueur de l'orifice fonctionnel.

2) CARACTÈRES LIÉS A L'INCUBATION : LES ÉLÉMENTS DU MARSUPIUM.

La poche incubatrice ou marsupium des femelles gestantes se compose des pièces suivantes : quatre paires d'oostégites insérées au niveau des quatre premiers sternites et recouvrant partiellement le cinquième, forment la partie externe de la poche ; le corps de l'animal, élargi au niveau des premiers péréionites, la limite de l'autre côté ; les deux maxillipèdes ferment la cavité du côté de la tête et portent une palette soyeuse qui aide de ses mouvements réguliers la circulation de l'eau autour des embryons. En dehors des temps d'incubation, tous ces caractères persistent, mais sous une forme bien différente qui n'est plus fonctionnelle. Les éléments du marsupium ont fait l'objet de nombreuses études, les pièces non fonctionnelles, au contraire, fort peu.

a) *Les oostégites.*

Les oostégites représentent vraisemblablement les épipodites des péréiopodes qui auraient subi une rotation de 180° ; ce sont des lames chitineuses très minces qui, chez les Aselles, sont soudées au coxa des quatre premières paires de péréiopodes (VANDEL, 1925).

— *La forme fonctionnelle des oostégites* (fig. 5 et 7).

Après SARS (1867), TSCHETWERIKOFF (1911) et UNWIN (1920), Van EMDEN (1922) décrit très brièvement leur forme et étudie surtout leur structure. Les oostégites de la première paire forment un angle dont la concavité épouse parfaitement la forme de la base de la tête, au niveau des maxillipèdes en saillie par rapport au péréion. Les trois autres paires sont formées de lames simples et convexes : celles de la dernière paire, plus larges, recouvrent les orifices génitaux placés sur le cinquième segment et leur bord postérieur est un peu renforcé. Ces pièces, de très grande taille, se forment à l'intérieur des petits oostégites ; au stade D_2 et D_3 du cycle d'intermue, on les voit par transparence, plissées perpendiculairement à la longueur de l'oostégite.

Leur période de formation est contemporaine de la vitellogénèse dans l'ovaire, et ceci sans exception chez les exemplaires de la nature et des élevages témoins.

— *Les formes non fonctionnelles* (fig. 8 et 9).

En dehors des incubations, les oostégites existent toujours, mais sous une forme réduite. Leur présence est signalée en

particulier par Van EMDEN (1922), VANDEL (1925), V. HAEMMERLI-BOVERI (1926), mais elles ne sont pas réellement décrites. Or, ces oostégites, sous leur aspect non fonctionnel (o. n. f.), présentent des formes et des tailles variables, en relation avec la biologie sexuelle des femelles.

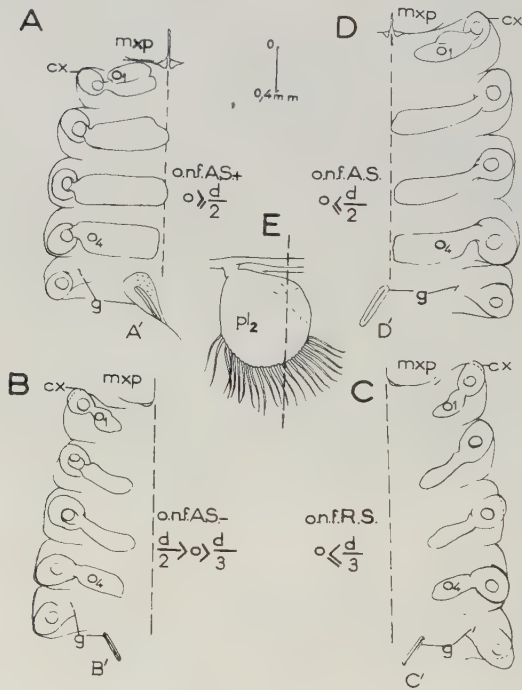
Pendant la période de reproduction, chaque *mue intermédiaire* donne naissance à des oostégites de taille réduite dont voici la description ; ceux de la première paire forment l'angle obtu que nécessite leur place contre les maxillipèdes et les premiers sternites qui ne sont pas dans le même plan ; ceux des secondes et troisièmes paires sont plats et arrivent jusqu'au plan sagittal de l'animal, en se chevauchant ou non suivant les individus et les mues ; leur bord libre est rectangulaire ou suit un contours plus sinueux avec un angle rentrant dans la partie antérieure ; les derniers, plus courts et plus larges, montrent un bord distal rectangulaire. Ces pièces prennent chacune naissance à l'intérieur des grands oostégites. Ce sont les oostégites non fonctionnels de la pleine période de reproduction ou d'activité sexuelle : o. n. f. A. S. +. Si d est la distance qui sépare les coxas d'un même segment, O la longueur des oostégites et le chiffre en indice de O le rang des oostégites considérés, on peut écrire au sujet de chaque oostégite de la troisième paire : $O_3 \geq \frac{d_3}{2}$.

Au cœur du *repos sexuel*, ces oostégites offrent un aspect bien différent : ils sont deux fois plus étroits environ ; leur longueur n'atteint plus que le tiers de la distance qui sépare les coxas des péréiopodes correspondants ; leur bord libre est plus arrondi. Cette forme réduite des oostégites non fonctionnels correspond au milieu de la période de non-reproduction ou de repos sexuel : o. n. f. R. S. ou par exemple $O_3 \leq \frac{d_3}{3}$.

Entre ces deux formes extrêmes, *au début et à la fin du repos sexuel*, les oostégites présentent des aspects intermédiaires. Lors des premières mues normales de la saison par exemple, on peut observer ceci : la longueur des oostégites passe progressivement de la moitié au tiers de la distance qui sépare les coxas correspondants ; leur largeur diminue ; leur extrémité libre, d'abord rectangulaire, s'arrondit. La correspondance entre la longueur, la largeur et la forme n'est pas rigoureuse. Ces formes d'oostégites

FIG. 8

Caractères sexuels externes permanents des femelles ; leurs variations
(vue sternale)

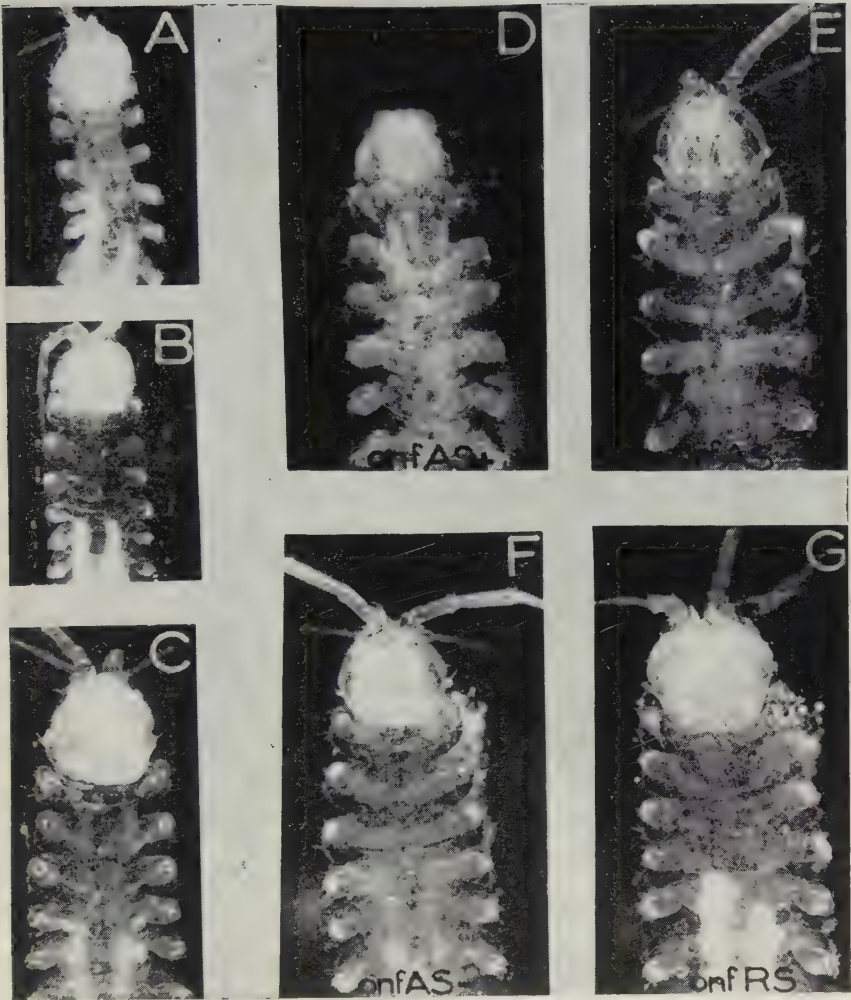


A. - Caractères acquis lors d'une mue intermédiaire. — A'. - Détail de l'orifice génital. — B. - Caractères acquis au début de la période de repos sexuel. — B'. - Détail de l'orifice génital. — C. - Caractères acquis au milieu de la période de repos sexuel. — C'. - Détail de l'orifice génital. — D. - Caractères acquis lors de la dernière mue normale de la période de repos sexuel. — D'. - Détail de l'orifice génital. — E. - Pléopode 2 femelle, sans variation.
A', B', C', D' sont grossis quatre fois plus que A, B, C, D, E.

cx : coxa des péréiopodes ; d : distance qui sépare les deux coxas d'un même péréionite ; g : orifice génital ; mxp : maxillipède ; o : oostégite ; onf AS+ : oostégite non fonctionnel caractérisant l'activité sexuelle de la période de reproduction ; AS : id. - une activité sexuelle moyenne (fin ou début de la période de reproduction) ; AS- : id. - une activité sexuelle réduite ; RS : id. - sexuel.

FIG. 9

Les différentes formes des oostégites non fonctionnels (onf)



A. - Femelle juvénile, absence d'oostégites ; L : 3,5. — B. - Femelle au début de la prépuberté ; L : 4. — C. - Femelle prépubère ; L : 5,5. — D. - Femelle adulte, après une mue intermédiaire (AS+); L : 6. — E. - id. : avant la première mue parturitielle ; les futurs oostégites fonctionnels commencent à être visibles à l'intérieur des oostégites courts sous formes de lignes sombres ; L : 6,5. — F. - id. : deux ou trois mues avant la mue parturitielle de la période de reproduction annuelle (AS—); L : 6,25. — G. - id. : au milieu de la période de repos sexuel (RS); L : 6,5. Exemplaies de la station n° 2, le 9 avril 1963, sauf D conservée dans l'alcool.

L : longueur du corps en mm ; o. n. f. : oostégites non fonctionnels.

intermédiaires entre les précédentes caractérisent une activité sexuelle en régression ou croissante :

$$o. n. f. A. S., \text{ ou par exemple } O_3 = \frac{d_3}{2} \text{ et } o. n. f. A. S. -$$

$$\text{ou par exemple } \frac{d_3}{3} < O_3 < \frac{d_3}{2}.$$

Les variations de ces oostégites non fonctionnels caractérisent, d'une manière certaine, l'état sexuel des femelles normales et, en période de repos sexuel, permettent de prévoir quand apparaîtra le premier marsupium de la saison de reproduction. Leurs variations durant le repos sexuel ne sont pas en corrélation avec l'état de l'ovaire, puisque les ovaires évoluent très peu durant cette période.

b) *Les maxillipèdes.*

— Forme fonctionnelle (fig. 7) : ROSENSTAEDT (1888), LEICHMANN (1891 a), RACOVITZA (1919 a) et Van EMDEN (1922) ont décrit les modifications subies par les maxillipèdes lors de la mue parturielle. L'épipodite (VANDEL, 1925) de chaque maxillipède placé près du plan sagittal, s'allonge en une palette munie de soies plumeuses sur son bord distal. L'ensemble des deux palettes est partiellement recouvert par les premiers oostégites. Leurs battements réguliers servent à favoriser un courant d'eau autour des embryons (Wasserstrudelapparat des auteurs allemands).

Des modifications des maxillipèdes, liées à la reproduction, sont signalées chez d'autres Isopodes femelles (VANDEL, 1925 ; HUSSON et DAUM, 1954).

— Forme non fonctionnelle (fig. 8) : en dehors des périodes d'incubation, les épipodites des maxillipèdes de la femelle ne sont pas identiques à ceux du mâle, et subissent de légères modifications qui n'ont jamais été signalées. Lors des mues intermédiaires, les deux palettes sont remplacées par deux petites excroissances en ogive. Durant l'époque du repos sexuel, ces excroissances diminuent d'importance, pour grandir à nouveau avant la saison des incubations (fig. 9). Cette variation est parallèle à celle des oostégites non fonctionnels.

c) *Les péréionites.*

Les quatre premiers péréionites s'allongent lors des mues parturielles (LEICHMANN, 1891 a) ; les femelles deviennent ainsi plus larges. J'ai mesuré une augmentation de 1/4 de la longueur des tergites II et III.

En dehors des incubations, ce dimorphisme sexuel temporaire diminue légèrement et s'estompe complètement au milieu de la saison de repos sexuel.

Cet élargissement, sous une forme amoindrie, tend à devenir un caractère permanent chez les femelles âgées que l'on distingue toujours facilement des mâles en les observant par la face tergale ; ce fait rappelle les constations faites par G. VERNET-CORNUBERT (1958) sur *Pachygrapsus marmoratus* au sujet des caractères périodiques de ce crabe.

B. — Développement (fig. 9).

Les oostégites apparaissent tôt chez la jeune femelle. Van EMDEN (1922) décrit leur structure au cours de leur développement.

Dans une population prélevée en juin 1959 dans la station de l'Obrion, les premiers rudiments d'oostégites sont visibles sur des femelles de 3 mm à 3,5 mm. Ils grandissent au cours de plusieurs mues et l'acquisition de la première poche incubatrice dans cette même population s'observe sur des femelles de 5 mm de long.

C. — Classification des caractères sexuels externes femelles.

Les quatre types de caractères sexuels femelles étudiés, taille et forme des oostégites, de l'épidodite des maxillipèdes, des orifices génitaux et longueur des premiers péréionites varient simultanément. Je n'ai observé aucune exception à ce parallélisme rigoureux sur les femelles prélevées dans la nature et dans les élevages témoins pendant huit années. On peut les répartir dans la classification suivante :

1) CARACTÈRES SEXUELS TEMPORAIRES.

Ce terme fut créé par VANDEL (1925). Le terme de périodique créé par SOLLAUD (1922) est employé aussi ; mais la périodicité des éléments décrits par l'auteur fait ressortir l'idée d'un cycle annuel, ce qui n'est pas le cas ici.

Chez l'Aselle, ces caractères apparaissent à chaque mue parturielle, et sont liés à l'accouplement et la ponte (orifices génitaux), ou à l'incubation (maxillipèdes - oostégites) ; ils disparaissent après le départ des jeunes Aselles, lors de la mue intermédiaire. Ils sont tous *fonctionnels*.

2) CARACTÈRES SEXUELS PERMANENTS.

Ce sont les mêmes éléments que les caractères fonctionnels, mais ils se manifestent sous une forme réduite, bien moins spectaculaire et *ne sont pas fonctionnels*. Ils présentent une gamme de variations entre l'époque de la reproduction et celle du repos sexuel. Pour simplifier, on peut les grouper en deux catégories :

a) *Formes permanentes caractérisant le repos sexuel :*

On les observe en pleine période de repos sexuel. Ils se présentent tous sous la forme la plus simple et la taille la plus réduite : ce sont les oostégites non fonctionnels de la période de repos sexuel, *o. n. f. R. S.*, les maxillipèdes à épipodite plat, les orifices génitaux les plus réduits.

b) *Formes permanentes caractérisant l'activité sexuelle.*

Elles naissent à chaque mue intermédiaire durant l'époque de la reproduction : ce sont les oostégites non fonctionnels caractéristiques de la période d'activité sexuelle, *o. n. f. A. S. +*, les épipodites en ogive des maxillipèdes, les orifices génitaux longs et ornementés, mais à bords contigus. Ou bien, ce sont des caractères intermédiaires entre les deux formes précédentes ; ils caractérisent une activité sexuelle réduite et apparaissent lors des premières et dernières mues normales de la période de repos sexuels ; ce sont en particulier les oostégites : *o. n. f. A. S. —* et *o. n. f. A. S.*

D. — Comparaison et discussion.

Différents caractères sexuels périodiques ou temporaires, liés à l'incubation, sont connus chez les Malacostracés. Notons chez les Phyllocarides la présence de soies sur les péréiopodes de *Nebalia* (CLAUS, 1888, in VANDEL, 1924). Chez les Peracarides, le marsupium caractéristique des femelles gestantes peut être temporaire. Celui des Oniscoïdes disparaît pendant l'époque de repos sexuel, celui des Asellottes après chaque incubation ; les cotylédons de la poche incubatrice des Oniscoïdes n'existent que chez les *Oniscidae*, *Porcellionidae*, *Armadillidiidae* (VANDEL, 1925). Chez les Amphipodes, les oostégites sont des caractères sexuels constants, mais quelques espèces possèdent au bord des oostégites des soies ovigères dont la grande taille est un caractère temporaire : chez *Orchestia gammarella* Pallas, mais pas chez *Talitrus saltator*

Montagui, ni chez *Orchestia cavimana* Heller (R. DAVID, 1936), *Orchomene humilis* A. Costa, *Gammarus duebeni* Lillj. (M.-L. LE ROUX, 1933) ; les oostégites de *Niphargus virei* Chevreux possèdent des soies temporaires sur leur bord antérieur et des cils permanents sur le bord postérieur (R. HUSSON, 1950). Chez les Décapodes, ce sont les caractères périodiques des *Natantia* qui ont surtout attiré l'attention des chercheurs ; SOLLAUD (1922) sur des *Palaemonidae*, HÖDLUNG (1943) sur *Leander squilla*, L. NOUVEL (1932) sur des représentants des genres *Hyppolite*, *Lysmata* et *Nika*, J. H. HELDT (1948) sur *Periclimenes* ; chez les *Reptantia* G. VERNET-CORNUBERT est seule jusqu'ici à décrire des caractères périodiques liés à l'incubation, chez *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius (G. CORNUBERT, 1954 ; G. VERNET-CORNUBERT, 1958), *Dromia vulgaris* Fabr. et *Pilumnus hirtellus* Linné (VERNET-CORNUBERT, 1957).

Au sujet des caractères temporaires liés à la fécondation et à la ponte, on connaît moins d'exemples. On peut signaler : le dispositif de fermeture des orifices génitaux des Oniscoïdes en dehors des périodes de fécondation et de ponte (VANDEJ, 1925) ; les différents modes de fixation des œufs par des substances secrétées qui peuvent former un sac chez certains Amphipodes (*Gammarus duebeni* - M. L. LEROUX, 1933) ou de fins pédoncules chez les Décapodes (*Carcinus maenas* - N. DEMEUSY, 1958). Chez les Ecrevisses *Cambarinae*, les stylets copulateurs du mâle apparaissent sous deux formes au cours du cycle sexuel (FAXON, 1884 ; BABON, 1959).

Les caractères transitoires ou intermédiaires sont plus rarement signalés. On peut citer deux cas : chez *Orchestia gammarella*, H. CHARNIAUX (1957, p. 517) note la présence de soies intermédiaires au bord des oostégites lors de la mue qui suit la dernière mise-bas de l'année ; et chez les Crevettes *Periclimenes amethysteus* Risso et *Processa caniculata* Leach, J. A. HELDT (1948) observe des soies transitoires entre la forme non fonctionnelle et la forme ovigère.

Le cas des variations présentées par les caractères permanents de *Asellus aquaticus* est différent. Il ne s'agit pas de caractères intermédiaires entre une forme fonctionnelle et une qui ne l'est pas, mais de variations d'aspect de caractères sexuels, tous non fonctionnels et bien différents en taille et en ornementation des caractères temporaires.

E. — **Conclusion.**

Cette gamme de caractères temporaires et permanents, et leurs variations confèrent à l'Aselle aquatique femelle une place de choix comme matériel d'étude du déterminisme des caractères sexuels, et ceci d'autant plus que ces oostégites non fonctionnels sont visibles sur le vivant.

CHAPITRE III

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Les questions suivantes sont abordées dans ce chapitre : le sex-ratio, les mues et cycles d'intermues (car les phénomènes de la mue et de la sexualité sont intimement liés en ce qui concerne l'appariage, la fécondation, la ponte, l'incubation), les variations de la place de la période de reproduction dans l'année, les étapes de la vie d'un Aselle en insistant sur la puberté, enfin les fonctions endocrines connues en relation avec la sexualité.

Ces questions ne font pas chacune l'objet d'une étude en soi ; elles sont abordées à partir d'exemples et permettent de savoir quels facteurs exercent une influence sur le déroulement de la mue et des fonctions sexuelles, avant d'interpréter les résultats d'expériences touchant au sujet du déterminisme des caractères sexuels.

I. — SEX - RATIO

Selon SEITZ (1954), le rapport quantitatif des sexes chez des populations d'*Asellus aquaticus*, prélevées dans la nature, subit des fluctuations saisonnières, ceci dans quatre stations des environs de Mayence et du Palatinat ; le pourcentage des mâles est inférieur à celui des femelles au printemps et en automne, mais brusquement supérieur en juin, juillet, août, septembre. Comme la période de reproduction s'étend d'octobre à avril dans cette région de l'Allemagne, il est facile de conclure, comme SEITZ, que la proportion maximum des mâles à l'époque du repos sexuel signifie que les femelles meurent après la reproduction.

Des pêches effectuées dans une station (n° 2), sous les mêmes pierres au cours des périodes successives — fin de la reproduction, repos sexuel, début de la reproduction — donnent les chiffres inscrits sur le tableau I.

TABLEAU I

Nombre de mâles et de femelles adultes ⁽¹⁾ pêchés dans une même station, avant, au milieu et après la période de repos sexuel

Sexe	17-9-56		24-1-57		19-3-57	
	fin reproduction		repos sexuel		début reproduction	
	chiffres	%	chiffres	%	chiffres	%
Nombre de mâles	38	40,44	45	52,93	18	32,73
Nombre de femelles	56 dont 43 pi Longueur : 4 à 6 mm	59,56	40	48,07	37 dont 24 pi Longueur : 7 à 9,5 mm	67,28

pi : femelles avec poche incubatrice ; Longueur : longueur du corps

On pourrait conclure, avec SEITZ, que les femelles meurent après la période de reproduction. Or, si l'on tient compte de la taille des femelles, on se rend compte que cela est faux. En septembre, sur les 59 femelles, 50 étaient gestantes, mais très jeunes (4 à 6 mm de long) et ne pouvaient mourir normalement au cours des mois suivants. En effet, les exemplaires pêchés en janvier et mars mesuraient respectivement 7 à 8 mm et 8 à 9,5 mm de long. Il faut ajouter que la collecte des femelles gestantes, moins mobiles, est beaucoup plus facile que celle des femelles sans poche incubatrice et celle des mâles qui s'échappent lors du prélèvement. Il est donc difficile de parler exactement de sex-ratio en procédant par pêche et sans faire intervenir l'état sexuel des animaux.

II. — MUE, PERIODES D'INTERMUE ET REPRODUCTION

A. — Mécanisme de la mue.

Comme c'est la règle chez les Isopodes libres, l'Aselle rejette son exuvie en deux temps : la moitié postérieure jusqu'au cinquième péréionite compris, puis la moitié antérieure. La durée qui sépare

(1) Adulte : longueur, > 4 mm.

les deux expulsions diminue avec l'élévation de la température d'élevage (MAERCKX, VANDEL, 1947) et augmente avec l'âge de l'animal : à 18°, avec des relevés bi-quotidiens des mues, on trouve ensemble les deux exuvies des femelles de 4 à 5 mm, mais un jour et demi sépare les deux temps de l'exuviation des exemplaires de 9-10 mm. Parmi les centaines d'Aselles qui ont mué au laboratoire, certains mâles ont commencé par rejeter leur exuvie antérieure sans que la partie postérieure soit difficile à expulser pour des raisons mécaniques ; ceci rappelle le mode de mue des *Stenasellus* qui perdent régulièrement l'exuvie antérieure avant la postérieure ou encore sans séparer l'exuvie en deux (HUSSON, 1957).

B. — Différents types de mue et sexualité.

Les mâles n'effectuent que des mues de croissance, mais les femelles présentent trois types de mue :

1) LES MUES NORMALES (M.N.).

V. HAEMMERLI-BOVERI (1926) crée le terme de « Normalhäutung ». Ce sont de simples mues de croissance que l'on observe jusqu'à la puberté et ensuite pendant les mois de repos sexuel.

2) LES MUES PARTURIELLES (M.P.) ET LA REPRODUCTION.

La « Parturialhäutung » de Van EMDEN (1922) est traduite par VANDEL (1947) en mue parturielle. Elle donne naissance aux caractères sexuels externes fonctionnels, liés à la fécondation, la ponte et l'incubation. Voici la succession des faits (VANDEL, 1947) :

— Une *chevauchée nuptiale* précède l'accouplement. Le mâle maintient la femelle sous lui, dans le même sens que lui avec ses crochets nuptiaux (quatrième péréiopodes). En général, le mâle choisit une femelle qui fera sa mue parturielle et pondra ; à 16° ou 18° par exemple, cet appariage dure une semaine. VANDEL (1926) pense que cette reconnaissance sexuelle est guidée par les antennes, mais UCHIDA (1933) montre que des mâles privés d'antennes saisissent les femelles. Des observations faites dans l'élevage-réserve révèle des exceptions à ce « choix » du mâle : mâles appariés avec une femelle morte (plusieurs cas), une femelle gestante (deux cas), de jeunes mâles (plusieurs cas), un Nématode (un cas).

— L'*exuvie postérieure* est rejetée, donnant naissance à des orifices génitaux fonctionnels. L'*acte sexuel* est alors accompli, les pléopodes copulateurs, se plaçant entre les quatrième et cin-

quième péréiopodes des femelles, d'un côté, puis de l'autre. MAERCKS décrit l'accouplement.

— *L'exuvie antérieure* est expulsée, libérant les oostégites qui forment le marsupium et recouvrent les orifices génitaux. Quelques heures plus tard, la *ponte* s'effectue. J'ai pu observer la ponte d'une vingtaine d'œufs chez une femelle anesthésiée et dont les oostégites étaient sectionnés ; l'œuf doit s'allonger dans l'oviducte et réduire son diamètre d'un tiers au moins pour progresser. Les muscles de l'oviducte se contractent rapidement tout le temps du passage. La lèvre antérieure de l'orifice génital, moins haute que la postérieure permet à l'œuf d'aller en avant dans le marsupium et pas en arrière. Dès qu'un œuf s'engage dans l'oviducte, les voisins sont poussés vers le milieu de l'ovaire d'où part l'oviducte, sans doute sous la pression exercée par la contraction des quelques fibres musculaires de l'ovaire.

3°) LES MUES INTERMÉDIAIRES (M. I.).

C'est la « Zwischenhäutung » (1926) de V. HAEMMERLI. Quelques jours après le départ des jeunes Aselles, le marsupium disparaît lors de cette mue ; celle-ci fait apparaître les caractères non fonctionnels de la période de reproduction.

Les mues parturielles et les mues intermédiaires se succèdent plusieurs fois pendant les mois de reproduction.

C. — Cycle d'intermue et cycles ovariens - Critères d'intermue choisis.

1°) CYCLE D'INTERMUE ET MUE EN DEUX TEMPS.

Les différentes étapes du cycle d'intermue des Crustacés sont définis par DRACH (1939) sur les Décapodes et H. CHARNIAUX-LEGRAND (1952) sur les Amphipodes. Mais, chez les Isopodes, comme la mue s'effectue en deux temps, un décalage entre les parties postérieure et antérieure se manifeste aux stades très courts du début et de la fin des cycles : après le départ de l'exuvie postérieure, la moitié arrière de l'animal se trouve au stade A, durant quelques heures (exosquelette mou), puis au stade B (exosquelette se durcit), tandis que la moitié avant est encore en D₃ (résorption du squelette - la cuticule se sépare) ; ensuite, toute la partie postérieure atteint le stade C de stabilité, alors que l'avant se retrouve en A. Seuls les états de stabilité C, D₁ et D₂ se manifestent en même temps pour tout le corps.

2°) CRITÈRES RETENUS POUR CARACTÉRISER LES CYCLES SEXUELS :

Les carcinologues identifient généralement les phases du cycle d'intermue au niveau des soies ; chez les Aselles femelles sur le vivant, l'étape D₂ est facile à mettre en évidence grâce aux oostégites : trois jours avant la fin d'un cycle de douze jours, par exemple, l'hypoderme des oostégites est visible et ceci permet de savoir non seulement que l'animal va muer, mais aussi quel sera l'état de ces futurs oostégites.

Pour beaucoup de Crustacés, les chercheurs homologuent cycles d'intermue et cycles ovariens ; ceci est valable pour les femelles qui pondent après chaque mue. Mais les Aselles muent bien plus souvent qu'elles ne pondent, si bien que les étapes des cycles d'intermue servent peu pour identifier les phases des cycles ovariens. Pendant le repos sexuel, l'évolution ralentie des gonades s'étend sur quelques mois et la femelle mue plusieurs fois : l'aspect des oostégites reflète alors l'état sexuel. Lors des incubations, la femelle reste aux

TABLEAU II
Critères caractérisant les différentes étapes des cycles de mue
et des cycles sexuels

Type de mues et d'intermues	Stade d'intermue	Durée en jour pour 1 q. Taille moyenne, à 18°	Critères retenus
M P	post ^r A - B ant ^r D ₃ D ₄	1	mue
Intermue MP - MI	C et D ₁	2	Oufs, premiers stades
		4	Embryons verts ronds
		6	" " longs
		2	" beiges
		3	" " + yeux
		2	" " " et mouvements
	D 2	2	futurs oostégites
M I	post ^r A - B ant ^r D ₃ - D ₄	1	mue
Intermue MI - MN MN - MN	C et D ₁	9	
	D 2	3	futurs oostégites

stades de stabilité C et D₁ pendant la plus grande partie du temps et c'est alors l'aspect des embryons qui donne d'excellents points de repaire.

Les critères extérieurs retenus pour caractériser les cycles sexuels sont exposés dans le tableau II.

D. — Variations de la durée des intermues des femelles.

La durée des intermues varie considérablement. Les facteurs exerçant une influence sur la mue peuvent être l'âge (= la taille), la température d'élevage, l'état sexuel des femelles et un facteur individuel qui tient vraisemblablement au métabolisme de la glande de mue ; quelques exemples illustreront ces faits. Il ne faut pas oublier l'effet stimulant d'une régénération intensive (NEEDHAM, 1949 ; G. VERNET-CORNUBERT, 1962) ; dans le cas présent des Aselles en expérience, si certains exemplaires ont subi des traumatismes, comme l'ablation de péréiopodes, c'est au cours d'une opération, et généralement les individus ne survivent pas au choc produit par plusieurs blessures à la fois.

1°) FACTEUR TAILLE (= AGE), FACTEUR INDIVIDUEL.

La durée des intermues augmente avec la taille de l'animal, mais pas d'une façon rigoureuse.

a) *Intermue de repos sexuel* (M. N. - M. N.) :

La durée du cycle augmente légèrement avec la taille, c'est-à-dire l'âge des individus ; mais il existe des variations individuelles. Le tableau III donne la durée d'intermue d'une jeune femelle ayant mué quinze fois en élevage.

b) *Intermue couvrant l'incubation* (M. P. - M. I.) :

La durée est beaucoup plus stable. Elle augmente légèrement avec l'âge et comme le temps d'incubation est assez constant à une

TABLEAU III
Allongement de la durée de l'intermue MN-MN
en fonction de l'âge d'une femelle (élevage à 18°)
(= taille en mm)

Taille de la ♀	Durée des intermues successifs MN-MN en jours													
de 5,5 à 7	5	5	7	8	8	9	10	10	10	10	9	10	9	10

température donnée, on peut constater, dans la nature comme en élevage, que les jeunes femelles muent si tôt la mise-bas, mais que les plus vieilles conservent leur marsupium vide quelques jours (tableau IV).

TABLEAU IV

Variation de la durée des intermues couvrant l'incubation (MP - MI)
en fonction de la taille (élevage à 16°)

Taille des ♀ en mm	Durée MP - MI en jours
5	20
6	21
8	21
10	27 30
11	29 26
12	38

2°) FACTEUR TEMPÉRATURE.

La durée des intermues diminue avec l'élévation de la température. Le métabolisme de la glande de mue n'est pas seul sensible à cette action, mais aussi le métabolisme de l'activité de l'animal, de sa digestion, de la maturation sexuelle. Quelques exemples illustrent ces variations des durées d'intermues et les modifications de la reproduction qui sont liées à la mue :

a) Durées d'intermue :

Les moyennes calculées sur les durées de vingt-trois intermues de la période de repos sexuel (M. N. - M. N.) de femelles de même taille (7 à 8 mm) à 10° (tableau V) et à 23° (tableau VI) sont respectivement de 16,08 et 10,43 jours.

b) Reproduction :

L'intensité de l'ovogénèse diminue lorsque les mues s'accélèrent, c'est-à-dire lorsque la température augmente.

TABLEAU V

Durée des intermues de la période de repos sexuel (MN - MN)
de femelles de taille moyenne (7 à 8 mm) à une température de 10° C

	Durée maximale	Durée minimale	Moyenne
Durée MN-MN en	20	7	16,08
jour			
7 ♀ - 23 intermues			

TABLEAU VI

Durée des intermues de la période de repos sexuel (MN - MN)
de femelles de taille moyenne (7 à 8 mm) à une température de 23° C

	Durée maximale	Durée minimale	Moyenne
Durée MN-MN en			
jour	17	5	10,43
7 ♀ -23 intermues:			

— A 23° : cette température supprime le repos sexuel ; utilisée en période de non reproduction, elle provoque après deux intermues la formation du marsupium des femelles. La première ponte provoquée est normale, mais les suivantes diminuent rapidement : vingt, quinze, dix, cinq et trois au lieu de cinquante à cent œufs pour des femelles de 7 à 8 mm de long. Dans deux cas, la femelle a même formé une poche incubatrice sans pondre et sans avoir d'ovocytes mûrs dans les ovaires.

— A 16° et 18 ° : les saisons de reproduction et de repos sexuel sont respectées en élevage, mais le nombre des œufs pondus est inférieur à celui que l'on note chez les femelles de même taille vivant dans la nature.

— A 10° : les saisons de reproduction et de repos sexuel sont respectées et le nombre des œufs est aussi important que dans les conditions naturelles.

3°) FACTEUR SEXUALITÉ.

Chez les femelles, la durée des intermues qui couvrent le temps de l'incubation, M. P. - M. I. est un peu moins du double de la durée des intermues qui séparent deux incubations (M. I. - M. P.). Les chiffres inscrits dans le tableau VII sont donnés pour la même femelle élevée à 16°, mesurant 8 à 8,5 mm.

TABLEAU VII

Action de la reproduction sur la durée des intermues chez une femelle
de 8-8,5 mm de long (élevage à 16°)

	MI - MP	MP - MI	MI - MN
Durée	11	21	13
en jours	9	21	

MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; MP = mue parturielle

E. — Conclusions.

Ces observations montrent qu'il est indispensable d'élever les femelles dans des conditions constantes de température ; 16° ou 18° sont les températures les plus élevées qui n'entraînent pas la disparition des périodes de repos sexuel.

III. — PLACE DE LA PERIODE DE REPRODUCTION DANS L'ANNEE

A. — Les faits : variations de cette période.

La place de cette période dans l'année semble variée : dans le nord de l'Angleterre, d'avril à juin (UNWIN, 1920) ; à Varsovie, d'avril à septembre (ROSENSTADT, 1888) ; à Munich, en mars et avril (KAULBERSZ, 1913) ; à Berne, de novembre à juillet (HAEMMERLI-BOVERI, 1926) ; à Toulouse, en janvier et février (VANDEL, 1926 et 1947) ; en Lorraine, plus des trois-quarts de l'année, sauf en fin d'automne et au début de l'hiver, en général.

B. — Interprétation.

1°) INFLUENCE DE LA LATITUDE ET DU RÉGIME DES CLIMATS.

C'est l'explication apportée par VANDEL (1926). Elle correspond bien au fait que la reproduction se produit dans certaines conditions de température qui sont réalisées en hiver dans le sud de la France et en plein été en Europe centrale et boréale.

2°) INFLUENCE DU CLIMAT ANNUEL LOCAL.

Voici quelques exemples notés aux environs de Nancy :

— Le début de la période de reproduction se situe en 1954, à la mi-décembre ; en 1957 et 1958, fin janvier - février ; en 1963, après un hiver rigoureux et long, au milieu d'avril ; j'ai observé les dernières poches incubatrices début octobre en 1954, début novembre en 1955, dans la même station, fin novembre en 1956.

3°) INFLUENCE DE LA TAILLE DES FEMELLES (= AGE).

En 1953, j'ai souligné l'apparition de mues normales dans les élevages de femelles en reproduction. Les pêches, effectuées plusieurs

années de suite en toutes saisons, m'ont permis depuis de faire une relation entre l'âge des femelles et la place de leur période de reproduction dans l'année, et d'expliquer la présence simultanée de femelle en repos sexuel et d'autres en reproduction dans les élevages.

Le début de l'époque de la reproduction des Aselles se situe en Lorraine, entre décembre et mars en moyenne ; à ce moment, seules les grandes femelles (7 à 10 mm) incubent. Au printemps et en été, les Aselles de taille moyenne (5 à 8 mm) forment à leur tour des poches incubatrices, tandis que les plus âgées disparaissent. En automne, les femelles gestantes sont petites (4 et 5 mm). Le tableau VIII illustre ces faits ; l'intérêt de ses chiffres vient essentiellement du fait que les trois pêches ont pu avoir lieu en automne et en hiver, juste à la fin et au début des époques de reproduction, ce qui n'est pas fréquent, car à cette saison les Aselles ont généralement quitté les berges à cause du froid.

TABLEAU VIII

Place du début et de la fin de la période de reproduction dans l'année
et taille des femelles (Station n° 2-1956-57)

Aspect des oostégites	Dates des pêches								
	17/9			24/1			19/3		
	Nombre de ♀	L. moyenne en mm	L. min. et max.	Nombre de ♀	L. moyenne en mm	L. min. et max.	Nombre de ♀	L. moyenne en mm	L. min. et max.
onf R.S.	3	4,5	4-5,5	9	5,8	4-6	5	5,3	5-6
onf AS -	4	5,2	5-5,5	12	6,8	6,5-7	4	6	5,5-7
onf AS et AS+	6	5,3	5-6	19	7,5	6,5-8	4	7	6-7,5
of.	43	5,5	4-6,5	0	-	-	24	8	7-9,5

Abréviations : AS = d'activité sexuelle ; AS- = d'activité réduite ;
L = longueur du corps ; max. = maximale ; min. = minimale ;
of = oostégites fonctionnels ; onf = oostégites non fonctionnels
RS = de repos sexuel

Cette relation entre l'âge des femelles et les dates de leur période de reproduction est un fait d'une importance extrême en ce qui concerne l'interprétation des arrêts de la fonction reproductrice au cours des recherches expérimentales sur le déterminisme du sexe. Il est indispensable de choisir des témoins de même taille que les exemplaires en expérience.

IV. — CYCLE DE VIE : VARIATION DE L'ÂGE DE LA PUBERTÉ

A. — Etapes de la vie.

On peut partager la vie d'un Aselle en quatre périodes :

1°) PÉRIODE EMBRYONNAIRE.

Elle dure de la fécondation contemporaine de la ponte jusqu'à la mue nauplienne définie par VAN BENEDEN (1869) et qui s'effectue dans le marsupium maternel à la fin de l'incubation. L'embryon a alors l'aspect d'un Aselle, beige clair, à grosse tête et avec six paires de péréiopodes au lieu de sept ; il devient mobile.

2°) PÉRIODE JUVÉNILE.

Elle s'étend de la mue nauplienne à l'apparition des premières manifestations des caractères externes qui marquent la prépuberté. Deux faits la caractérisent :

— La sortie de la poche incubatrice maternelle ; elle s'effectue librement par la région postérieure, car les derniers oostégites ne sont plus plaqués contre le cinquième sternite. Dans un lot d'Aselles de la station 2 (Obrion - 18-6-1959), le corps de ces jeunes exemplaires mesure $1 \text{ mm} \pm 0,1$.

3°) PÉRIODE PRÉPUBÉRALE.

Elle se situe entre le début de la prépuberté et la puberté. La prépuberté est caractérisée par l'acquisition progressive des caractères sexuels externes au cours de plusieurs mues jusqu'à un état fonctionnel.

a) *Prépuberté mâle* :

La naissance d'un bourgeon initial des pléopodes 1 et l'ébauche de l'exopodite des pléopodes 2 marque le début de cette étape. NEEDHAM (1938) observe ces modifications chez des exemplaires de 2,5 à 3 mm de long ; dans le lot d'Aselle étudié (station n° 2 - 18-6-59), elles apparaissent chez des mâles de 2,2 à 3 mm et l'appareil génital externe est constitué chez des individus de 3,5 à 5 mm. Les modifications des variants sexuels (péréiopodes 1, 4, 7), du rapport largeur sur longueur du corps, se manifestent plus tard chez les mâles de 6 à 7 mm de long.

b) *Prépuberté femelle* :

L'apparition des languettes initiales des oostégites marque le début de cette période qui couvre plusieurs mues. VAN EMDEN (1922), V. HAEMMERLI (1926) et NEEDHAM (1942) signalent ce fait sans donner la longueur correspondante de l'animal. Dans ce même lot d'Aselles observés, les plus petits oostégites se rencontrent sur des femelles de 3 mm et 3,5 mm. La prépuberté se manifeste donc plus tard chez la femelle que chez le mâle.

4°) PÉRIODE POST-PUBÉRALE.

Cette période dure de la puberté à la mort de l'Aselle.

La puberté est définie comme l'époque de la vie où un être vivant devient capable de procréer.

a) *Puberté mâle* :

La puberté de l'Aselle mâle est caractérisé par la faculté de choisir une femelle et de s'accoupler ; le dimorphisme sexuel est acquis, marqué particulièrement par la forme des péréiopodes 1, 4 et la longueur des péréiopodes 6 et 7. Dans la population observée, les mâles sont pubères lorsqu'ils atteignent 6 à 7 mm de long. Au cours de la vie adulte, les caractères mâles s'accroissent : élargissement des propodes des péréiopodes 1 et acquisition d'un cinquième crochet sur les sympodites des pléopodes 1, par exemple.

b) *Puberté femelle* :

La puberté de l'Aselle femelle se manifeste par l'apparition de la première poche incubatrice et de la première ponte. Elle apparaît à des âges différents, selon les auteurs : femelle de 4 mm de long (MAERCKX) ou de 7 mm (V. HAEMMERLI-BOVERI). L'un et l'autre ont raison : la première poche incubatrice apparaît chez des femelles de 4 mm lorsque la période prépubérale n'est pas interrompue par les mois de repos sexuel ; au début de l'automne en Lorraine ; les jeunes femelles qui n'atteignent pas la puberté en automne effectuent quelques mues de croissance supplémentaires et peuvent mesurer 6 à 7 mm lors de leur première mue parturienne.

c) *Discussion* :

Beaucoup d'auteurs placent l'apparition de la puberté des femelles de Crustacés à un rang de mue fixe. Ceci est valable pour des animaux de même origine vivant en élevage sous des conditions physiques identiques qui arrivent à anihiler les différences du

métabolisme sexuel créé par les saisons naturelles. Les manifestations de la puberté dans la nature sont essentiellement liées aux périodes de reproduction avec toutes les variations déjà citées.

Le tableau IX résume les caractéristiques des périodes de la vie de l'Aselle dans une population donnée.

TABLEAU IX
Identification des périodes de la vie d'un Aselle
(Population de la station n° 2 - 19 juin 1959)

Périodes	Faits caractéristiques
Juvénile	Vie marsupiale depuis la mue nauplienne Vie libre - $L = 1 (\pm 0,1)$ mm, 6 pp 1ère mue post. marsupiale — 7 pp
	♀ ♂
Prépubère	$L > 3 - 3^{mm,5}$ Développement des oostégites non fonctionnels - Formation de l'appareil génital externe A partir de 6 mm - Masculinisation des péréiopodes
Pubère	$L > 5$ mm 1ère mue parturielle 1ère ponte - Péréiopodes mâles - Accouplement

L : longueur du corps ; pp : péréiopode

B. — Longévité.

Les populations d'*Asellus aquaticus* comptent des femelles gestantes durant plus des trois-quarts de l'année, si bien qu'il n'y a pas de différences marquées entre les générations annuelles. Néanmoins le plus grand nombre de naissance se situe au printemps et en été et la disparition des exemplaires les plus vieux se place également à cette saison. Comme dans une population, il y a toujours beaucoup plus d'exemplaires de taille moyenne que de grande taille, la durée de vie doit être de deux ans au moins. Mais seule une étude statistique effectuée aux différentes saisons de l'année dans une même station permettrait de préciser la durée de vie.

V. — RELATIONS ENDOCRINES ET SEXUALITE

A. — La glande de mue.

Chez les Isopodes, la glande de mue est logée dans le segment antennaire (GABE, 1953). Son rôle sur les gonades n'est mis en évidence que chez *Carcinus maenas* Pennant (ECHALIER, L. ARVY et GABE, 1954 ; N. DEMEUSY, 1962 a et b).

B. — Les glandes endocrines cérébrales en relation avec la mue et la sexualité.

Chez *Asellus aquaticus*, un organe pseudo-frontal, décrit par GRÄBER (1933), est accolé à la face ventrale du protocérébron. Cette formation est l'homologue de la glande du sinus des Décapodes (HANSTRÖM, 1946 - GABE, 1952 a). Aucun organe de Bellonci (BELLONCI, 1881), homologue de l'organe X (AMAR, 1950 ; GABE, 1952 c ; N. PIGEULT, 1958), n'est actuellement décrit chez les Asellottes, alors que les représentants d'autres sous-ordres d'Isopodes en possèdent un bien déterminé.

Les relations entre le complexe glande du sinus-organe X et les caractères sexuels sont déjà démontrés expérimentalement plusieurs fois : PANOUSE (1943 - 1946) ; DRACH (1948 - 1955) ; N. DEMEUSY et A. VEILLET (1952 - 1958) ; G. CORNUBERT, N. DEMEUSY et A. VEILLET (1952) ; G. VERNET-CORNUBERT et N. DEMEUSY (1955) ; KNOWLES et CARLISLE (1956) ; G. VERNET-CORNUBERT (1958) ; N. DEMEUSY (1958, 1959, 1960), l'action de l'organe X sur la mue également : C. PASTEUR-HUMBERT (1962). Chez les Isopodes, ces démonstrations sont actuellement à leur début : rapport entre le cycle sécrétoire des formations endocrines cérébrales et le cycle de mue chez *Oniscus asellus* L. et chez *Sphaeroma serratum* Fabr. (GABE, 1952 b et c), coordination des phases sécrétoires dans trois formations endocrines cérébrales, chez *Idotea bectica* Latr. (REIDENBACH, 1963), mise en évidence expérimentale d'une action positive de l'ensemble endocrinien céphalique sur la persistance de la glande androgène et le retard du changement de sexe du *Nerocila orbignyi* Schiödte et Meinert, Cymothoïdé à hermaphrodisme protérandrique (TRILLE, 1963).

Chez l'Aselle aquatique, la place de l'organe pseudo-frontal ne permet pas une extraction élective de la glande. Des essais d'ablation par thermocautérisation tentés au début de mes recherches sur la

sexualité des Aselles femelles n'ont pas donné de résultats satisfaisants.

VI. — CAS PATHOLOGIQUES NATURELS

Sur des milliers d'exemplaires observés, un individu originaire de la station n° 2 présentait des caractères externes d'intersexués : un appareil génital externe de mâle, des oostégites très courts, des orifices génitaux femelles légèrement marqués. Son anatomie microscopique révèle un appareil génital mâle normal, l'absence d'ovaire, la présence d'un seul côté de l'oviducte et d'une glande sternale peu développée.

Quelques femelles ne forment jamais de marsupium alors qu'elles devraient normalement se reproduire (une dizaine sur les milliers de femelles observées) ; leur hypoderme est toujours chargé d'une substance blanche, apparemment de nature lipidique ; ces femelles muent peu.

Les mâles et femelles d'*Asellus aquaticus* hébergent dans leur cavité générale la larve d'*Acanthocephalus anguillæ* Müller (BAER, 1946 - 1961). J'ai eu entre les mains trente-six exemplaires parasités ; aucune femelle parasitée ne se reproduit en période de reproduction, dans la nature. En élevage à 18°, deux femelles ont formé un marsupium et ont pondu après un et deux mois d'élevage. La fonction reproductrice de l'animal n'est donc pas complètement inhibée par la présence de l'Acanthocéphale.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Cette mise au point sommaire sur la sexualité de l'Aselle aquatique, pourtant si connu, était indispensable avant d'interpréter les résultats sur le déterminisme des caractères sexuels. Elle permet de définir l'Aselle aquatique comme une espèce bien gonochorique dans les conditions naturelles des stations locales explorées. Elle met en évidence de multiples influences sur la sexualité des femelles : la présence de parasites, l'élévation de la température d'élevage par rapport aux conditions naturelles, l'action locale du climat et de l'âge des femelles sur les limites de la période de reproduction, les variations de l'âge de la puberté en fonction des saisons de repro-

duction ou de repos sexuel. Des changements de taille et de forme des oostégites permanents sont mis en évidence et se révèlent comme d'excellents critères de l'état sexuel des femelles en dehors des incubations. Les corrélations entre les différents caractères sexuels, externes, internes et physiologiques des femelles adultes sont résumées dans le tableau X.

TABLEAU X
Corrélations entre les différents caractères sexuels des femelles adultes

Caractères considérés	C.s. temporaires	C.s. permanents		
		Activité sexuelle	Activité sexuelle réduite	Repos sexuel
	MP - MI	MI - MP - MN - MP	MI - MN - MN - MN	EN - MN
C.s. ext =				
oostégites	o f	onf AS +	onf AS et AS -	onf RS
maxillipèdes	palette soyeuse	ép. en ogive	légère excroissance	-
long. périonites	maximale	moyenne	moyenne	minimale
I à IV				
orifices génitaux	ouvert	fermé ornementé	fermé réduit	fermé réduit
	ornementé	(MI - MP) seul		
C.s. int				
Variation des	large	large coulé	moyen	étroit
oviductes				
poche des	dilatée	marquée	esquissée	absente
oviductes	ép. pavimenteux	ép. prismatique		
C.s. phys.				
apparage	avant MP	-	-	-
accouplement	milieu MP	-	-	-
ponte	après MP	-	-	-
durée intermue	allongée (double)	courte	courte	courte

AS = Activité sexuelle ; C.s. = caractère sexuel ; ép = épipodite ; ext = externe ; int = interne ; long = longueur ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; MP = mue parturienne ; o.f. = oostégite fonctionnel ; onf = oostégite non fonctionnel ; phys = physiologique ; RS = repos sexuel.

TROISIEME PARTIE

*Le déterminisme des caractères sexuels
mâles et femelles
d'ASELLUS AQUATICUS,
étudié à l'aide de la méthode des greffes
de glandes androgènes aux femelles*

Cette partie comprend deux chapitres. Dans le premier sont exposées les modalités des expériences de greffes de glandes androgènes, ensuite les résultats concernant l'état des caractères sexuels externes *mâles* et *femelles* et de l'appareil génital interne des opérés, enfin une comparaison avec les travaux analogues réalisés actuellement sur les espèces gonochoriques. Le second chapitre est une étude morphologique et physiologique de la glande androgène de l'Aselle.

CHAPITRE PREMIER

EXPERIENCES DE GREFFES DE GLANDES ANDROGENES SUR LES FEMELLES D'*ASELLUS AQUATICUS*

I. — TRAVAUX ANTERIEURS - LE PROBLEME

Les premiers travaux importants sur le déterminisme du sexe des Isopodes libres sont exposés dans une série de publications de A. VANDEL ⁽¹⁾ ; il s'agit d'observations de différents phénomènes biologiques en relation avec la sexualité des Isopodes terrestres et de leur interprétation génétique.

C'est en 1953 seulement que parurent les résultats des premiers travaux de biologie expérimentale concernant le déterminisme non plus génétique, mais *hormonal* du sexe mâle chez les Isopodes ; G. DE LATIN et F. GROOS cherchent le mécanisme de ce déterminisme par ablations et implantations de gonades chez *Oniscus asellus* L. Leurs résultats sont les suivants : l'ablation des gonades des jeunes mâles est sans effet positif ; pénis et gonopodes amputés régénèrent sous la même forme. Les implantations de sacs testiculaires chez des femelles à différents âges ont provoqué des masculinisations externes (sept sur treize survivants à la première mue post-opératoire), mais pas de transformations notables au niveau des ovaires qui, jamais, ne prennent l'aspect de gonades intersexuées. Il existe donc, au niveau des utricules testiculaires mâles, une source d'hormone déterminant l'apparition des caractères sexuels externes

(1) *Bull. Biol. Fr. Belg.*, depuis 1925.

mâles chez les femelles, mais l'ablation des testicules est insuffisante pour supprimer l'action de ce facteur masculinisant. L'opération inverse, transport d'ovaire chez les mâles, entraîne la mort de ces derniers.

J. J. LEGRAND confirme et précise ces résultats et les étend aux Oniscoïdes *Porcellio dilatatus* Brdt., *Porcellio laevis* Latr. ; *Armadillidium nasatum* B.L. et *Armadillidium vulgare* Latr. (1954 a, 1954 c) : l'implantation des testicules chez les femelles adultes détermine, au bout de trois mois, l'apparition de la totalité des caractères sexuels secondaires mâles, sans empêcher la ponte, l'incubation, ni la mise-bas ; chez les femelles jeunes, l'implantation induit en deux mois le développement des tractus mâles. Des implantations homoplastiques ou hétéroplastiques d'ovaires chez les femelles de ces mêmes espèces (1954 b) montrent que les gonies ne subissent aucune orientation dans le sens mâle ; les greffons présentent une dégénérescence des ovocytes, mais pas des cellules folliculaires.

La même année, H. CHARNIAUX-COTTON (1954) découvre, chez l'Amphipode *Orchestia gammarella* Pallas, l'existence de glandes qu'elle nomme « androgènes ». Ces formations sont accolées au canal déférent dans sa région subterminale et sont indépendantes de la gonade. Leur implantation élective chez les femelles en reproduction induit l'apparition des caractères sexuels secondaires mâles et l'inversion totale des ovaires en testicules ; même chez les femelles castrées, elle provoque l'apparition des caractères sexuels secondaires. Tous les détails concernant cette question seront publiés en 1957 b.

Quelques mois après la publication de cette importante découverte, J. J. LEGRAND (1955), étudiant l'action et la structure des greffons testiculaires des femelles d'Oniscoïdes masculinisées, démontre que le tissu sertolien du testicule des Oniscoïdes, parallèlement à sa fonction de nutrition des gamètes, accomplit un rôle endocrinien d'élaboration de l'hormone sexuelle mâle.

H. CHARNIAUX-COTTON, l'année suivante (1956), décrit, chez deux Décapodes, un Pagure *Clibanarius misanthropus* Risso et chez un Crabe *Carcinus maenas* L. une paire d'organes dont la situation et les caractères histologiques rappellent les glandes androgènes d'*Orchestia gammarella*.

Peu après, J. J. LEGRAND (1956 b) étudie les modalités de la différenciation mâle des femelles intersexuées de *Porcellio dilatatus*, il est amené à admettre un déterminisme génique direct des caractères

sexuels mâles et un équilibre dynamique entre les gènes de féminité et de masculinité. Cette hypothèse s'appuie sur différents arguments concernant les cas d'intersexualité et sur le fait que l'ablation de l'ensemble des tractus mâles chez *Armadillidium vulgare* maintient un état mâle des appendices en cours de régénération.

En 1957, J. DUVEAU décrit, chez le Leptostracé *Nebalia Geofroyi*, un organe, dont l'anatomie est semblable à celle des glandes androgènes décrites par H. CHARNIAUX-COTTON ; elle en étudie l'histogenèse.

Des formations décrites comme glandes androgènes existent donc dans des ordres de Crustacés aussi différents que les Leptostracés, les Amphipodes, les Décapodes. Certes, les Isopodes possèdent des tractus génitaux mâles différents bien plus compliqués avec leurs trois utricules testiculaires, que ceux des Amphipodes. Mais les résultats expérimentaux obtenus au sujet du déterminisme du sexe mâle, dans ces deux ordres considérés comme voisins, ont un même point d'aboutissement : la masculinisation externe des femelles. Chez l'Amphipode *Orchestia gammarella*, la morphologie de la glande est claire, son action puissante, nette, précise. Chez les Isopodes Oniscoïdes, les résultats sont là : masculinisation externe des femelles par implantation testiculaire et, fait contradictoire, absence d'action de la castration des mâles sur les caractères sexuels externes. Les interprétations paraissent confuses.

C'est une des deux raisons pour lesquelles, au printemps 1958, je me suis orientée vers ce problème chez *Asellus aquaticus* : existe-t-il ou non une glande ou des cellules androgènes le long des tractus génitaux ou en dehors de ceux-ci ? L'autre raison est la suivante : le dimorphisme sexuel des Aselles et, principalement, d'*Asellus aquaticus*, est beaucoup plus accusé que celui des Oniscoïdes.

II. — RECHERCHE DE LA GLANDE ANDROGENE

A. — Choix de la Technique physiologique.

L'étude morphologique des tractus génitaux mâles, dont j'ai exposé les résultats dans la première partie de ce travail, n'a révélé aucune formation androgène aussi apparente que chez les Amphipodes. J'ai vu de petits groupes ou de fins cordons cellulaires plaqués intimement à la surface du canal déférent dans la région du septième

péréionite, un peu plus antérieurement et à la surface des utricules testiculaires. Mais je n'ai pu faire ces constatations qu'après examen microscopique de coupes sériées d'Aselles entiers ou d'appareils génitaux isolés et aussi après observation du processus de coloration sur lame de tractus entiers, isolés et colorés *in toto* dans le carmin acétique ; les caractéristiques structurales de ces cellules sont assez voisines de celles que M^{me} CHARNIAUX a données au sujet d'*Orchestia gammarella* : cellules à noyaux subsphériques de 6 à 9 μ de diamètre, à chromatine souvent périphérique et cytoplasme basophile. Mais la disposition et la forme de ces éléments diffèrent beaucoup d'une glande androgène d'Amphipode, toujours placée dans le septième péréionite et, surtout, la masse totale que représentent ces formations dispersées chez l'Aselle est bien moindre que celle de la glande androgène d'un Gammare par exemple de même longueur. C'est pourquoi j'ai d'abord cherché à mettre en évidence le rôle physiologique d'éventuels éléments masculinisants de ces régions génitales.

La méthode biologique la plus directe consiste à implanter ces groupes cellulaires dans la cavité générale des femelles et à attendre une transformation des caractères sexuels externes des opérées lors des mues faisant suite à la greffe. Mais il est pratiquement impossible, sans coloration, d'identifier ces amas minuscules, même avec les microscopes stéréoscopiques les plus perfectionnés utilisés pour les dissections fines et les greffes. C'est pourquoi j'ai implanté chez les femelles différentes fractions des tractus génitaux mâles et non des groupes de cellules isolés.

B. — Technique opératoire.

1°) PRÉPARATION DES FEMELLES.

Les femelles sont choisies au stade de stabilité C du cycle d'intermue ; en saison de reproduction, la dernière moitié de l'intermue précédant la ponte est exclu, car les ovaires, devenus très volumineux, sont facilement touchés lors de l'implantation. Les femelles choisies et une fois isolées sont lavées dans plusieurs eaux ; je les ai généralement laissées vingt-quatre heures dans l'eau propre en leur donnant comme support du papier filtre qu'elles ingèrent d'ailleurs comme la cellulose des feuilles mortes, mais à moindre dose. Au moment de la greffe, les tergites sont passés à l'éther sulfurique dans la région du futur champ opératoire.

2°) PRÉPARATION DES GREFFONS.

Même chez les plus grands Aselles mâles, il n'est pas question d'extirper les tractus génitaux en tirant doucement sur les papilles, ni de les extraire par un orifice ouvert ventralement dans le coxa du septième péréiopode, en face de l'angle formé par le canal déférent ; le canal, très fragile, se sectionne toujours dans sa région moyenne. Une dissection s'impose pour obtenir des tractus absolument entiers. Différents essais m'ont conduit à cette technique ; après quelques lavages à l'eau, l'Aselle est placé vivant dans une goutte d'eau physiologique stérile, sa tête sectionnée rapidement aux pinces de Wecker, ses pattes aussi. Le pléon entier est détaché par traction, emmenant avec lui l'intestin et les caecums digestifs. Les sternites sont coupés, sauf les sixième et septième que je fends entre les deux papilles génitales. Les deux tractus apparaissent transparents, blanchâtres au niveau des testicules. Il suffit alors de les détacher doucement avec des pinces très fines dans la région testiculaire au niveau des deuxième et troisième tergites et au niveau du septième péréionite ; là, le tractus et les cellules supposées androgènes adhèrent à un muscle ventral, tracteur du péréiopode VII et il est préférable de sectionner partiellement le muscle si l'on veut ne pas laisser de cellules intéressantes *in situ*. Les deux tractus sont transportés dans une goutte d'eau physiologique stérile, observés au grossissement 80 et sectionnés en plusieurs tronçons.

3°) LA GREFFE.

J'ai utilisé la méthode des greffes à la pipette qui abîme moins les tissus que les implantations avec pinces. Le tube capillaire des pipettes obturé par fusion du verre est sectionné, en biseau, au moment de l'emploi. Le greffon est introduit entre les muscles latéraux placés sous le septième tergite.

L'opérée, la face ventrale contre du papier filtre humide, est maintenue entre le pouce et l'index. Ce moyen est assez commode lorsque l'on opère par la face dorsale ; il évite l'anesthésie, toujours difficile à réaliser d'une manière à la fois efficace et inoffensive. Cette méthode est en même temps, et surtout, un excellent moyen de contrôle du niveau de l'hémolymphé au bord de la blessure, car, en faisant très légèrement varier la pression des doigts sur l'animal, l'opérateur évite l'entrée d'air, toujours mortelle, dans la cavité générale de l'animal. Les plaies sont obturées pour minimiser les sources d'infection et, ici encore, pour éviter l'entrée d'air dans la cavité générale ; pour cela, il suffit de prélever à l'extrémité d'une

« minutie » une gouttelette de colle au latex de caoutchouc épaissie à l'air et de l'étaler en une couche épaisse adhérent aux bords secs de la blessure ; ce latex se transforme rapidement en véritable caoutchouc à la chaleur de l'ampoule qui éclaire le champ opératoire. Les résultats de survie immédiate sont d'autant meilleurs que l'opération est plus rapide et la plaie moins étendue.

C. — Expériences.

1°) CONDITIONS DES EXPÉRIENCES.

Ces expériences ont eu lieu entre le printemps 1958 et la fin de l'hiver 1959 - 1960, soit au moment du repos sexuel des Aselles (de août à décembre pour les femelles déjà adultes), soit pendant la longue période de reproduction. L'élevage est maintenu à 18°.

Les greffons proviennent de mâles adultes. Les femelles choisies sont originaires soit de la station n° 2, soit du petit bassin du Jardin Botanique de Nancy. L'origine du matériel animal est importante. En effet, chez les Isopodes terrestres, surtout dans la famille des *Porcellionidae*, il existe certaines souches plus ou moins « favorables » à l'apparition d'intersexués. Certaines conditions physiques en augmentent le pourcentage ; ainsi J. J. LEGRAND (1956 b), élevant une souche de *Porcellio dilatatus* à 22°, a obtenu un taux de 85 % d'intersexués chez les descendants de la première génération, tandis qu'élevée à 18°, cette génération n'en comportait que 11 %. Chez *Asellus aquaticus*, la rencontre d'intersexués est rare : MAERCKS (1930), G. VITAGLIANO-TADINI (1954), WILLIAM (1962) en décrivent quelques cas ; ceux de MUNRO (1953) sont parasités par des larves d'Acanthocéphales. Personnellement, j'ai trié plusieurs milliers d'Aselles originaires de la région de Nancy et n'ai observé qu'un intersexué station n° 2). Mais, au cours de l'hiver 1953 - 1954, j'ai observé l'apparition d'un appareil génital mâle externe chez deux femelles qui formaient normalement leur marsupium et pondaient abondamment. Il s'agissait de deux vieilles femelles de 11 mm, pêchées dans le petit bassin du Jardin Botanique de Nancy et élevées à 23° à la lumière électrique jour et nuit ; je n'ai pas réussi à renouveler de semblables résultats. Les vieilles femelles de l'Anthuridé *Cyatula carinata* Kröy. présentent parfois naturellement ce phénomène d'hermaphrodisme protogynique (LEGRAND et JUHAULT, 1963)..

2°) NOMBRE ET NATURE DES GREFFES.

160 Aselles femelles au total ont reçu un implant prélevé sur des tractus génitaux et ont vécu plus de vingt-quatre heures après l'opération :

- sur 66 femelles, une ou deux fractions de canaux déférents prélevées dans les septième et sixième péréionites à partir de l'angle formé par le canal. Appelons ces implantations *greffes du type A. D.* (glande androgène et canal déférent) ;
- sur 75 femelles, de trois à six utricules testiculaires et le canal déférent correspondant jusqu'au confluent avec l'utricule le plus postérieur. Appelons ces expériences *greffes du type A. T.* (glande androgène et testicules) ;
- un appareil génital simple entier (cinq cas), la membrane reliant les utricules testiculaires (trois cas), des glandes de la vésicule séminale (deux cas), une vésicule séminale (neuf cas).

Le nom des femelles opérées comporte toujours deux chiffres et une lettre ; le premier chiffre correspond au jour de l'opération, le deuxième au mois, la lettre par ordre alphabétique au rang des interventions pratiquées au jour considéré.

3°) TÉMOINS.

Outre les nombreuses femelles élevées à toutes les saisons de l'année, entre 1953 et 1960 et les observations faites sur les exemplaires pêchés tout au long de l'année, j'ai suivi dix témoins en même temps que ces opérées ; il s'agit de dix femelles traumatisées comme les opérées et élevées dans les mêmes conditions.

Je n'ai pas eu à étudier en témoin les phases successives du développement des caractères sexuels externes des jeunes mâles, car G. E. RACOVITZA (1919 a, pp. 100 - 108) et A. E. NEEDHAM (1938, pp. 130 - 133) ont décrit les processus d'évolution des deux premières paires de pléopodes des jeunes mâles.

Je considère aussi comme témoins quinze femelles à qui j'ai greffé une ou deux glandes androgènes de Gammare.

D. — Résultats généraux.

1°) SURVIE.

Deux cent dix greffes de différentes régions des tractus mâles furent réalisées et cent soixante-dix individus vécurent plus de vingt-

quatre heures après l'opération. La mortalité continue au même rythme par la suite et s'accroît au moment des premières mues post-opératoires. Elle est importante, toutefois moindre dans les cas d'ablation d'ovaires. Le tableau XI permet de juger le taux de mortalité en fonction du temps, de l'activité sexuelle et du type de greffe.

TABLEAU XI

Survie des femelles en fonction du temps, de la saison, du type de greffe (élevage à 18°)

Type de greffe et saison de l'expérience	Durée de vie				
	24 h	15 j.	30 j.	45 j.	60 j. et plus
A.T., hiver 1959	15	5	4	2	-
A.T., printemps-été 1958	19	4	3	-	-
A.T., automne-hiver 1959-60	41	6	4	-	-
A.T., au total	75	15	11	2	-
A.D., hiver 1959	16	4	-	-	-
A.D., printemps-été 1958	29	8	5	2	1 (62 j.)
A.D., automne 1959-60	21	8	4	2	1 (105 j.)
A.D., au total	66	20	9	4	2
1 tractus génital ♂ entier	5	1	1	1	1 (60 j.)
1 ou 2 fractions médianes du canal déférent	9	2	1	1	1 (73 j.)
Grandes cellules voisines du canal déférent postérieur	2	1	-	-	-
Membrane intertesticulaire	3	-	-	-	-
Glande androgène de Gammare	15	4	4	3	1 (60 j.)

AD = greffe de glande androgène et canal déférents ; AT = greffe de glande androgène et testicule ; j = jours.

Sont retenus pour l'étude des manifestations externes les cas de toutes les femelles vivant à la deuxième mue post-opératoire ou à la première si elle a lieu plus de neuf jours après la greffe. Au contraire, pour l'observation des greffons et de leur action sur les organes internes des femelles, les fixations ont été faites dès les premiers jours suivant l'implantation.

2°) RÉSULTATS TOTAUX - CHIFFRES - CAS SIGNIFICATIFS OU NON.

Les tableaux des cycles sexuels et cycles des mues des opérés et des témoins permettent de suivre individuellement les différents cas.

- a) *Greffes des types A. D. et A. T.* (tableaux XV, p. 87 et XVI, p. 88).

Les implantations de la partie testiculaire des tractus génitaux mâles ou de la région angulaire des canaux déférents apportent un ensemble de résultats identiques :

— *La masculinisation plus ou moins poussée des caractères sexuels externes chez vingt et une femelles sur trente-six.* Les implantations du type A. D. ont provoqué douze masculinisations sur les vingt cas considérés, soit huit en période de reproduction et cinq à la saison de repos sexuel ; celles du type A. T. comptent huit masculinisations sur les quinze cas retenus, quatre dans chaque période sexuelle.

— *Une inhibition des manifestations de la fonction reproductrice indépendante de la masculinisation externe pour l'ensemble des femelles.* Celle-ci se manifeste nettement en période de reproduction (tableau XVI) par la disparition des pontes et des poches incubatrices ; les mues parturielles sont remplacées par des mues normales. Ces cas se rencontrent au cours des expériences faites entre janvier et juin (hiver 1959 - printemps - été 1958). Ce sont des résultats positifs. Toutefois, quatre femelles (9/5 a, 5/6 d, 12/1 a, 12/1 d) ont fait encore une dernière mue parturielle plus de dix jours après la greffe et trois d'entre elles (9/5 a, 5/6 d, 12/1 d) ont présenté, lors de cette mue, une masculinisation des pléopodes. Les cas considérés se répartissent ainsi : après les greffes du type A. D., dix cas positifs sur douze, huit avec masculinisation externe, deux sans ; notons les deux cas non significatifs des femelles 12/1 b et 3/6 e mortes trente et un et trente-quatre jours seulement après l'opération, mais avant la première mue intermédiaire ; après les greffes du type A. T., neuf cas positifs, dont quatre accompagnés de la formation de caractères sexuels externes mâles ; après la greffe d'un tractus entier, un cas, sans masculinisation externe.

— *En période de repos sexuel* (tableau XV), les mues normales des opérées ressemblent à celles des témoins. Il faut que l'étude microscopique révèle une dégénérescence ovarienne ou que les

oostégites non fonctionnels persistent au début de la période de reproduction pour parler de résultats positifs. Les cas considérés se répartissent ainsi : après les greffes du type A. D., en plus des cinq cas de masculinisation externe, trois cas, semblables aux témoins, sont restés sans étude histologique, ces femelles n'ayant pu être fixées avant leur mort (22/9 b, 13/11 a, 24/11 e) ; après les greffes du type A. T., en plus des quatre femelles masculinisées, deux autres cas significatifs ; la femelle 13/11 f, prépubère, a gardé des oostégites prépubères après trois mues, et la femelle 27/11 d montre, sur les coupes histologiques, des ovaires très dégénérés à côté de ceux des témoins fixés à la même époque.

— *Aucun tractus génital mâle ne s'est formé chez les femelles portant des caractères sexuels externes mâles.* L'étude histologique des organes de dix des femelles de ces expériences, dont sept plus ou moins masculinisées, n'a révélé la formation d'aucun canal déférent, d'aucun utricule testiculaire contre les ovaires réduits insensiblement à leur paroi et les ovogonies, à l'intérieur de l'ovaire, n'ont absolument pas évolué dans le sens mâle.

— *En conclusion*, notons que les résultats positifs relevés sur les manifestations morphologiques se chiffrent à trente et un cas sur trente-six ; les cinq cas restants ne peuvent être qualifiés de négatifs, puisque la preuve histologique nécessaire n'a pu être apportée. J'ai groupé les différents cas des femelles masculinisées ou non ayant vécu plus de dix jours après la greffe dans le tableau XII (p. 85), en fonction du type de greffe et de la période sexuelle des Aselles.

b) *Greffes des autres régions de l'appareil génital mâle*
(tableau XIII, p. 76).

Les cas sont peu nombreux.. Seule la femelle 3/6 k, après la greffe d'une portion médiane de deux canaux déférents, a vécu assez longtemps pour faire trois mues parturielles avec ponte, dont la dernière en juillet.

c) *Greffes de glandes androgènes de Gammarus aux Aselles femelles* (tableau XIV, p. 86).

Il est intéressant de constater d'abord que des greffes peuvent être pratiquées entre des représentants de deux ordres différents de Crustacés sans effet léthal. De plus, les greffons ont agi. Les quatre femelles, qui ont mué plusieurs fois après l'opération, ont montré que leur fonction reproductrice était inhibé en faisant

TABLEAU XII

Résumé des résultats des greffes du type A.D. et A.T.
Modifications des caractères sexuels externes ♂ et ♀
en fonction de la saison et du type de greffe

	Hiver 1959		Automne-hiver	
Résultats des greffes:	Printemps-été 1958		1959-60	
de type A.D. et A.T.	Saisons de reproduction		Saison de repos sexuel	
	A.D.	A.T.	A.D.	A.T.
♀ vivant 48 heures après la greffe	45	34	21	41
Cas retenus (1)	12	9	8	6
Masculinisation externe et inhibition de l'activité ovarienne	8 12/1 g 27/2 k 22/3 a 5/6 d 6/6 a 11/6 c 14/6 a 14/6 x	4 12/1 d 25/2 e 27/2 j 9/5 a	5 24/9 d 13/11 b 21/11 e 27/11 c 27/11 g	4 18/9 f 22/9 e 10/11 a 13/11 h
Inhibition de l'activité ovarienne sans masculinisation externe	2 27/2 e 18/6 c	5 12/1 a 12/1 i 1/4 a 1/4 b		2 13/11 f 27/11 d
Absence de modifications observées	2 mort à la 1ère M.I.(1) sans étude histologique 12/1 b 3/6 l		3 sans étude histologique 22/9 b 13/11 a 27/11 e	

(1) ♀ vivant à la 2e mue post-opératoire ou la 1ère si elle a lieu 10 jours après la greffe.

TABLEAU XIII

Résultats des greffes de différentes régions de l'appareil génital mâle
d'*Asellus aquaticus* L.

Nombre de greffes	♀ vivants après 48 h.	Date de la greffe et nom de l'opérée	Cycle de mue et caractères sexuels externes des opérées										Résultat	
			J	1ère mue	J	2ème mue	J	3ème mue	J	4ème mue	J	5ème mue		J
5 (1)	1	9/6 a	20	MI	10	MN	30 +							+
2 (2)	1	1/4 c	12	MP	20 +									=
5 (3)	1	3/6 k	8	MP	22	MI	20	MP	18	MI	8	MP	4 +	=
4 (3)	1	27/11 h	7	MN	12 +									

(1) - greffe de 1 tractus mâle entier

(2) - glande de la vésicule séminale

(3) - 1 vésicule séminale (région moyenne)

J = nombre de jours ; MP = mue parturiale ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale

TABLEAU XIV

Résultats des greffes de glandes androgènes de *Gammarus pulex* L
aux femelles de *Asellus aquaticus* L

Nombre de greffes :	Vivant après 48 h :	Date de la greffe, Nom de l'opérée :	Cycles de mue et caractères sexuels externes des opérées										Ré- sul- tats :
			J	1ère mue	J	2ème mue	J	3ème mue	J	4ème mue	J		
15	5	22/3 a	8	MI	12	MN	12	MN	22	+			+
		22/3 b	10	MI	17	MN	18	MN	19	+			+
		22/3 c	7	MI	12	MN	10+						+
		24/3 a	11	MI	11	MN	18+						+
		11/6 e	4	MI	7	MN	9	MN	10		MN	10	+

J = nombre de jours ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale

respectivement avant de mourir une mue normale (deux cas), deux (deux cas), trois (un cas) en période d'activité sexuelle. Depuis, F. GRAF (1961), étudiant le cas de greffes de glandes androgènes de *Gammarus* chez des femelles adultes de *Drosophiles*, démontre l'indépendance des gonades de ce Diptère vis-à-vis de la glande androgène d'un Amphipode. Le cas des Crustacés est donc bien différent : la glande androgène d'un Amphipode annihile l'activité ovarienne d'un Isopode.

d) *Relations entre l'âge, l'origine, l'activité sexuelle saisonnière des mâles et des femelles et les résultats.*

— Les réactions des femelles se ressemblent quel que soit leur âge, c'est-à-dire approximativement leur taille ; il est facile de constater ce fait sur le tableau des cycles sexuels et cycles de mue des opérées (tableau XV, p. 87, tableau XVI, p. 88) où la taille des exemplaires est indiquée. La longueur du corps varie de 4,5 mm à 10 mm.

— Les résultats obtenus sont semblables quelle que soit l'origine des opérées. Ces Aselles mâles et femelles sont originaires du petit bassin du Jardin Botanique de Nancy (printemps 1958, fin novembre 1959) ou de la station de l'Obrion (octobre - novembre 1959), stations dont les biotopes sont extrêmement différents.

— Enfin, que les greffes aient été réalisées en période d'activité ou de repos sexuel, les résultats se ressemblent. On ne peut pas parler d'activité cyclique saisonnière des éléments androgènes.

TABLEAU XVI

Cycle des mues et caractères sexuels externes des femelles après greffe
de glandes androgènes.
Période d'activité sexuelle (printemps - été 1958, fin hiver 1959)

Date	État de la femelle de la : greffe	Type en greffe	Cycles sexuels et cycles des mues post-opératoires					Caractères sexuels lors de la mue		Résultats sexuels							
	Long. : Caractères sexe : (âge) : sexuels mues : (âge) : sexuels	de greffes	Durée : (jours)	1 ^{re} : (jours)	2 ^e : (jours)	3 ^e : (jours)	4 ^e : (jours)	5 ^e : (jours)	6 ^e : (jours)	7 ^e : (jours)							
12/1 a	7	o.n.f. - A.S. 1 : CAA - 5 t	8	MN	9	MP	20	M1	5	MN	10 +	o.n.f. - A.S.m	-	+			
12/1 b		o.n.f. - A.S. 1 : CAA - 2 cd	10	MP	20	M1 +						o.n.f. - A.S. 1	-	-			
12/1 d	7	o.n.f. - A.S. 1 : CAA - 3 t	15	MP	15 +							o.f.	St I - ph 2	+			
12/1 g	7,5	o.f.	CAA - 2 cd	14	M1	1 +						o.n.f. - R.S.	St I - ph 1	+			
12/1 i	7	o.n.f. - A.S. 1 : CAA - 6 t	12	MN	13	MN	10	MN	11	MN +		o.n.f. - R.S.	-	+			
12/2 e	9	o.f.	CAA - 3 t	14	M1	11	MN	11 +				o.n.f. - A.S.m	St II - ph 2	+			
27/2 e	9,5	o.f.	CAA - 2 cd	10	M1	20	MN					o.n.f. - A.S.	-	+			
27/2 j	8,5	o.f.	CAA - 5 t	14	M1	11 +						o.n.f. - A.S.	St I - ph 1	+			
27/2 k	9	o.f.	CAA - 1 cd	9	M1	22	MN +					o.n.f. - A.S.	St I - ph 2	+			
22/3 a	10	o.f.	CAA - 2 cd	18	M1	13	MN					o.n.f. - A.S.	St I - ph 2	+			
1/4 a	6	o.f.	CAA - 3 t	5	M1	7	MN	24	MN +			o.n.f. - A.S.m	périopodes seuls	+			
1/4 b	8	o.f.	CAA - 3 t	4	M1	11	MN	20 +				o.n.f. - A.S.m	-	+			
9/5 a	9,5	o.f.	CAA - 6 t	1	M1	9	MP	5 +				o.f.	St I - ph 1	+			
3/6 i	7	o.n.f. - A.S. 1 : CAA - 2 cd	6	MP	28	M1 +						o.n.f. - A.S. 1	-	-			
5/6 d	5	o.f.	CAA - 2 cd	9	M1	7	MP	25	M1	14	MN	20	MN	15 +	o.n.f. - A.S.m	St III - ph 3	+
6/6 a	7	o.f.	CAA - 2 cd	24	M1 +							o.n.f. - A.S. 1	St I - ph 1	+			
6/6 b	9	o.f.	CAA - 6 t	10	M1	12	MN	10	MN			o.n.f. - R.S.	-	-			
11/6 c	6,5	o.f.	CAA - 2 t	7	M1	10	MN					o.n.f. - A.S.m	St I - ph 2	+			
14/6 a	7	o.f.	CAA - 2 cd	11	M1	19	MN	29 +				o.n.f. - A.S. 1	St I - ph 3	+			
14/6 x	5,2	o.f.	CAA - 2 cd	16	M1	6 +						o.n.f. - A.S. 1	St I - ph 1	+			
18/6 c	7	o.f.	CAA - 2 cd	12	M1	10	MN	11	MN +			o.n.f. - A.S.m	-	-			

a = antérieur; A.S. = activité sexuelle; cd = canal déférent; O.A. = glande androgène; m = taille moyenne; mpx = maxillipède; o.f. = oostégites fonctionnels; o.n.f. = oostégites non fonctionnels; p = postérieur; ph = phase de masculinisation; R.S. = repos sexuel; St = stade de masculinisation; t = testicule; σ = 1ère étape de masculinisation des femelles.

(1) caractère sexuel externe lié à l'incubation.

4°) CONCLUSIONS.

La présence d'un facteur androgène le long des tractus génitaux mâles se révèle par une *action masculinisante d'égale intensité, qu'elle soit originaire de la région testiculaire ou de la partie postérieure du canal déférent* et confirme les premières observations d'anatomie microscopique. Cette action est toujours accompagnée d'une inhibition de l'activité ovarienne, mais jamais de la naissance parallèle d'éléments mâles au niveau des tractus génitaux femelles. Certes, les cellules androgènes n'ont pu être isolées et greffées seules et c'est par comparaison morphologique avec la structure de la glande androgène d'*Orchestia gammarella*, décrite par H. CHARNIAUX-COTTON, que nous parlerons désormais de la glande androgène d'*Asellus aquaticus* L. Cet Aselle est le premier Isopode chez qui l'action androgène d'amas cellulaires dispersés le long du tractus génital ait été mise en évidence. Les résultats ont été résumés et la glande brièvement décrite dans deux notes (BALESDENT-MARQUET M. L., 1958 - 1960).

III. — ACTION DE LA GLANDE ANDROGENE SUR LA SEXUALITE DES FEMELLES

A. — Caractères sexuels externes et cycles sexuels des femelles masculinisées ou non.

Vingt et une femelles sur trente-six présentent des modifications externes dans le sens mâle (tableaux XV et XVI, p. 87 et 88).

1°) ETUDE MORPHOLOGIQUE DE LA MASCULINISATION EXTERNE DES FEMELLES.

a) *Caractéristiques du processus de masculinisation.*

— *La rapidité avec laquelle naissent les premières manifestations du changement de sexe est remarquable.* Les chiffres sont les suivants : quinze femelles ont présenté un début de masculinisation à la première mue post-opératoire, entre huit et vingt-quatre jours après la greffe, dont quatorze avant seize jours et cinq femelles à la deuxième mue post-opératoire, entre dix-sept et trente et un jours après l'opération.

— *Le processus de masculinisation suit des rythmes variables.* La femelle 11/6 c par exemple, huit jours après la greffe, a fait apparaître deux bourgeons au niveau des pléopodes 1 et une

excroissance sur le bord externe des pléopodes 2, tandis qu'en huit jours également la femelle 13/11 b a élaboré un appareil génital externe qui ressemblait déjà à celui d'un mâle normal. Dans le même ordre d'idées, je citerai le cas extrême de la femelle 27/2 k qui, trente et un jours après la greffe, avait le même aspect que les opérées 11/6 c et 5/6 d, huit et neuf jours après l'intervention.

On ne peut imputer ces variations de rythme ni à l'âge des femelles, ni à la différence d'activité saisonnière, ni à la nature de la greffe. Certains cas montrent une relation entre l'importance de l'implant, double ou simple, et la rapidité de masculinisation : par exemple, la femelle 27/3 k, qui a mis trente et un jours à présenter quelques indices d'un changement de sexe, n'avait reçu qu'une seule fraction de canal déférent avec sa glande androgène ; de même, les femelles 25/2 e, dont le greffon ne comptait que trois utricules testiculaires et les cellules androgènes correspondantes et 18/9 g, dont le greffon en comptait six, ont formé des appareils copulateurs d'aspect assez voisin en vingt-six et onze jours respectivement. En revanche, on peut aussi citer le cas de la femelle 6/6 a qui, malgré la présence de deux glandes androgènes postérieures, n'a présenté que de faibles signes de masculinisation, même vingt-quatre jours après la greffe. L'étude morphologique de la glande androgène révèle d'ailleurs une disposition inconstante des éléments androgènes le long des tractus génitaux.

Le tableau récapitulatif des cas de masculinisation externe (tableau XVII, p. 103) précise pour chaque femelle : la saison (avec la dénomination de l'animal), la nature de l'implant (A. T. ou A. D.), la masse supposée de glande androgène, si elle est fonction du nombre d'utricules testiculaires (trois ou six) ou de canaux déférents (un ou deux), le nombre de jours séparant la greffe de la mue où apparaissent les caractères considérés, enfin, le rang de cette mue post-opératoire. Ces précisions permettent d'évaluer à la lecture du tableau le degré de variation des rythmes individuels de masculinisation.

Quelle que soit la rapidité de transformation, le processus de masculinisation de l'appareil génital externe suit un *ordre bien déterminé dans son ensemble* : l'appareil copulateur naît en premier (vingt cas sur vingt et un) et se modèle au cours de plusieurs mues ; les papilles génitales se forment pendant cette période. La formation de cet appareil génital externe sera étudiée en premier, les modifications présentées par les péréiopodes I, IV et VII ensuite. Deux femelles seulement ont modifié leurs péréiopodes : 5/6 d, la plus

masculinisée et 22/3 a. Cette dernière fait exception au processus habituel des vingt autres : elle a modifié ses péréiopodes sans avoir présenté de masculinisation au niveau des pléopodes.

b) *Formation de l'appareil génital externe mâle* (tableau XVII, p. 103, fig. 10-15, p. 94 à 102).

Les femelles évoluant à des rythmes variables, les formes fixées sur l'exosquelette lors des mues diffèrent toujours un peu d'un individu à l'autre, car les modifications subies par les tissus changent un peu à quelques jours d'évolution près. L'étude des vingt femelles masculinisées et de leurs exuvies, soit trente-cinq exemplaires en tout, m'a permis d'établir un *processus de masculinisation semi-théorique* plus détaillé que le moins rapide qui se soit déroulé. La complexité de l'appareil génital de l'Aselle mâle ne permet pas de ramener cette étude à de simples mesures ; elle nécessite une description et des dessins. La formation de l'appareil génital externe est divisée en deux stades, comprenant chacun plusieurs phases. Cette division est peut-être un peu arbitraire, mais elle signifie qu'à une phase donnée les nouveaux caractères définis sont visibles sur l'animal, plus tous ceux formés aux phases précédentes en une, deux ou trois étapes suivant le nombre de mues post-opératoires.

— squelette externe :

STADE I. — *Formation des pléopodes 1 et d'un exopodite aux pléopodes 2 ; changement de forme des pièces préexistantes, le nombre des articles étant définitivement acquis.*

Première phase : *Naissance de bourgeons au niveau des pléopodes 1 ou de l'exopodite des pléopodes 2, ou des deux à la fois* (fig. 10). .

Neuf femelles à la première mue post-opératoire et deux à la seconde ont présenté ce début de transformation ; sept d'entre elles permettent de définir ainsi cette phase ; sur le sternite abdominal 1, les pléopodes absents chez la femelle apparaissent sous forme de deux bourgeons arrondis, un peu plus proches du plan sagittal que les points d'insertion des pléopodes 2. Un bourgeon exopodial plus ou moins court sort sur le bord externe des seconds pléopodes, en avant de la première soie, ou bien entre la première et la deuxième. La surface antéro-externe des pléopodes 2 s'élargit et se renfle sur le côté sternal.

Variations : les femelles 6/6 a et 5/6 d ont seulement formé sur le second pléopode un « cran » précédé d'une légère excroissance au niveau des deux premières soies et un peu plus en avant un renflement du bord externe. La femelle 11/6 c, au contraire, a acquis des bourgeons de pléopodes 1, sans changement visible des pléopodes 2.

Remarques. — Le bourgeon exopodial du pléopode 2 naît dans le voisinage de la première grande soie particulière, courte et glabre appelée *g*. Cette soie n'existe pas chez toutes les femelles ou bien sur un des deux pléopodes seulement ; ce n'est pas une soie plumeuse en voie de croissance, car j'ai rencontré de petites soies plumeuses plus courtes qu'elle ; sa présence n'est pas en relation avec le nombre de grandes soies plumeuses, ni avec la présence ou l'absence de caractères liés à l'incubation contrairement à l'hypothèse de J. BRESSON (1955). Mais lorsque cette soie *g* n'existe pas, elle naît avec le début de la masculinisation et toujours sur le bord antérieur du bourgeon exopodial.

Deuxième phase : *Pléopode 1 biarticulé avec articles terminal et proximal de longueurs sensiblement égales. Exopodite du pléopode 2 articulé* (fig. 11).

Six femelles ont présenté, comme première étape de masculinisation, les formations décrites ci-dessous, quatre à la première mue post-opératoire, deux à la seconde ; pour trois autres Aselles, c'était la deuxième étape du processus. Ces neuf types d'appareil génital externe en formation se ressemblent et les 18/9 f et 21/11 e à dix jours, 25/2 e à vingt-six jours, 13/11 h à dix-sept jours illustrent cette phase. Au fur et à mesure que les articles du pléopode 1 s'allongent, le plus proximal seul s'élargit, formant le sympodite. L'exopodite du deuxième pléopode montre l'ébauche d'une ou deux articulations délimitant un article distal discoïde ; la soie *g*, presque toujours présente, est insérée sur le bord externe de l'article terminal ; la région antéro-externe du pléopode 2 continue à grossir et toute la partie postérieure plate diminue de largeur.

Variations. — L'évolution des pléopodes 1 et 2 n'est pas rigoureusement parallèle. La femelle 25/2 e (fig. 11 A) possède un pléopode 1 bordé de soies, c'est-à-dire plus évoluée que l'ensemble des autres, alors que son second pléopode a une forme large voisine de celle des femelles normales et pas de soie *g*. Au contraire, la femelle 13/11 h (fig. 11 C) avec un pléopode 1 et un exopodite de pléopode 2 moyennement évolués, présente un pléopode 2 de

forme générale assez amincie avec un renflement antérieur de son bord interne et une encoche médiane très pointue qui annonce l'amorce d'une articulation délimitant un sympodite et un endopodite dans le pléopode 2 initial. D'autre part, le sympodite du pléopode 1 droit de cette femelle porte l'ébauche d'un crochet et une fine ornementation sur son bord interne, alors que le gauche est tout à fait lisse.

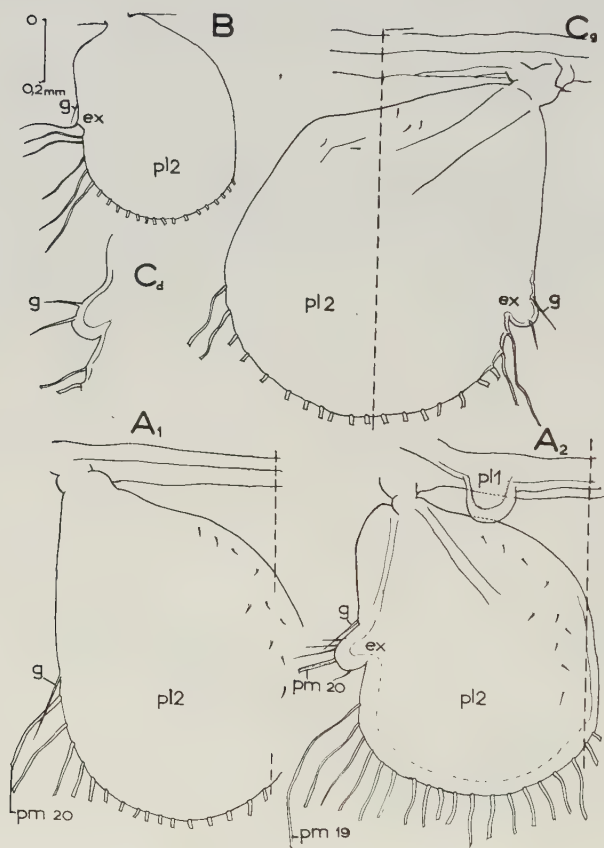
Troisième phase : *Pléopode 1 à sympodite muni de crochets sur le bord interne, à article distal (= exopodite) plus long que l'article proximal et bordé de soies plumeuses - Pléopode 2 avec exopodite terminé par un article discoïde portant plusieurs soies du type g et endopodite lamellaire articulé* (fig. 12).

Cinq exemples illustrent ce stade, trois à la seconde mue post-opératoire, deux autres à la troisième. La femelle 10/11 a, à vingt-trois jours de la greffe, représente la figure la moins évoluée (fig. 12 A) et la femelle 21/11 e, la plus masculinisée (fig. 12 E). Le sympodite des pléopodes 1 porte un à quatre crochets courts et larges, ainsi que l'ornementation en forme de petit peigne caractéristique de cette région ; l'article distal, considéré comme exopodite chez le mâle, s'allonge, prend une forme de palette et se borde postérieurement de soies plumeuses ; le pléopode 1 est toujours plus court que le second. L'exopodite biarticulé du pléopode 2 montre un article terminal discoïde portant plusieurs soies de type g sur son bord externe ; le reste de ce pléopode se scinde en deux articles, le plus proximal formant un sympodite à bords élargis vers l'avant et le segment distal à côtés droits jusqu'au point de naissance des soies plumeuses qui émergent du bord postérieur et dont le nombre diminue. Les papilles génitales peuvent naître à ce stade, sur le bord postérieur du septième sternite thoracique, juste au-dessus des points d'insertion des pléopodes 1 ; elles sont courtes et larges.

Variations. — Le nombre de crochets sur le sympodite 1 variant de 1 à 4 n'est pas en rapport avec le degré de masculinisation de l'ensemble de l'appareil. L'évolution de la forme du pléopode 2 qui s'amincit ne suit pas celle de l'exopodite correspondant : par exemple, la femelle 22/9 e présente un pléopode 2 avec un sympodite assez mâle et un endopodite bien séparé, tandis que son exopodite n'est pas biarticulé ; au contraire, la femelle 21/11 e (fig. 12 E) possède un pléopode 2 dont le sympodite et l'endopodite ne sont pas encore séparés, alors que l'article terminal de l'exopodite

FIG. 10

Formation de l'appareil génital externe mâle
Stade I, première phase : naissance des pléopodes 1,
de l'exopodite et du sympodite des pléopodes 2



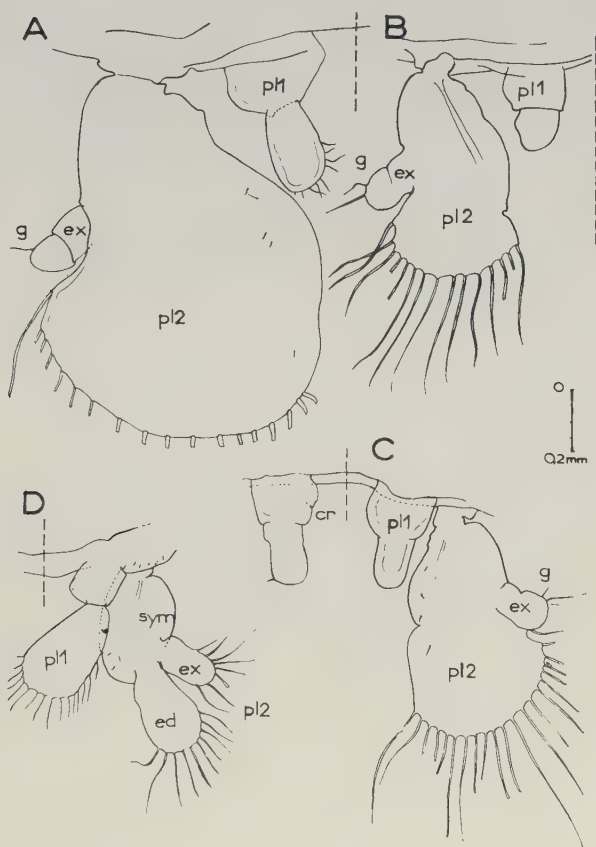
A₁. - ♀, 27/11 C, avant la greffe - pléopode 2 gauche. — A₂. - id., 21 jours après la greffe. — B. - ♀, 5/6 d, 16 jours après la greffe (♀, de 5 mm de long). — C. - ♀, 9/5 a, 9 jours après la greffe (♀, de 9 mm de long).

B et C représentent des formes intermédiaires entre A₁ et A₂.

ex : exopodite ; g : soie glabre ; pm : soies plumeuses ; pl₁ et pl₂ : pléopodes 1 et 2 ; sym : sympodite.

FIG. 11

Formation de l'appareil génital externe mâle
Stade I, deuxième phase : exopodite des pléopodes 2 articulé



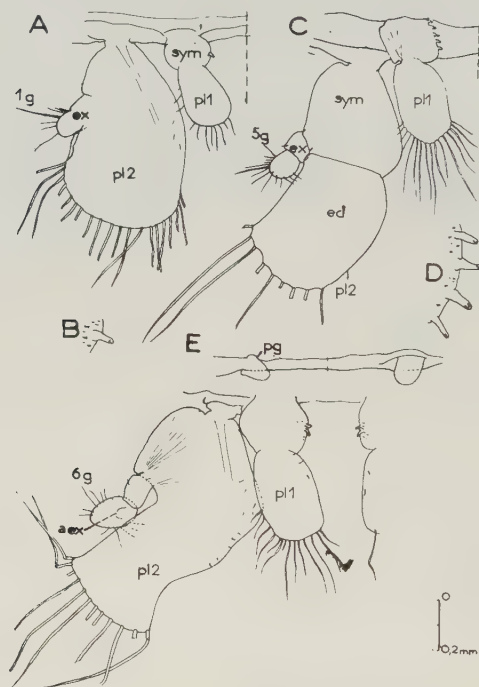
A. - ♀, 25/2 e, 1 mois après la greffe. — B. - ♀, 18/9 f, 10 jours après la greffe. — C. - ♀, 13/11 h, 17 jours après la greffe. — D. - ♀, 22/9 e, 44 jours après la greffe.

L'évolution des pléopodes 1 et 2 n'est pas rigoureusement parallèle dans les différents cas.

ed : endopodite ; ex : exopodite ; cr : ébauche d'un crochet symplectique ; g : soie glabre ; pl₁ et pl₂ : pléopode 1 et 2 ; sym : symplectite.

FIG. 12

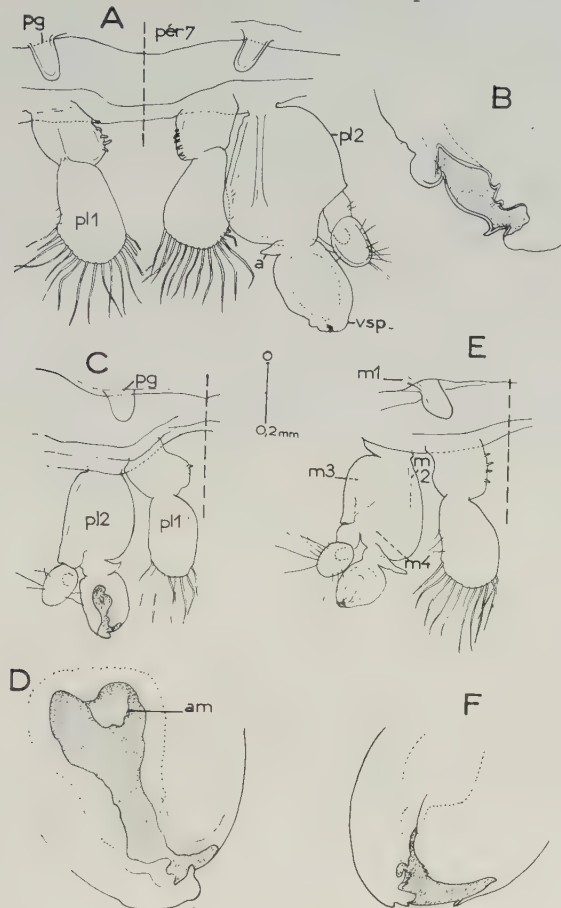
Formation de l'appareil génital mâle
Stade I, troisième phase : naissance des crochets sur le sympodite des pléopodes 1 - pléopodes 2 avec exopodite à article distal discoïde et endopodite lamellaire.



A. - ♀, 10/11 a, 22 jours après la greffe. — B. - Détail d'un crochet sympodial et de l'ornementation voisine (quatre fois plus grand que A). — C. - ♀, 14/6 a, 21 jours après la greffe. — D. - Détail des crochets (quatre fois plus grand que A). — E. - ♀, 21/11 e, 20 jours après la greffe.

a : apophyse ; ed : endopodite ; ex : exopodite ; g : soie glabre ; pg : papille génitale ; pl : pléopode ; sym : sympodite.

FIG. 13 — Formation de l'appareil génital externe mâle
Stade II, première et deuxième phases



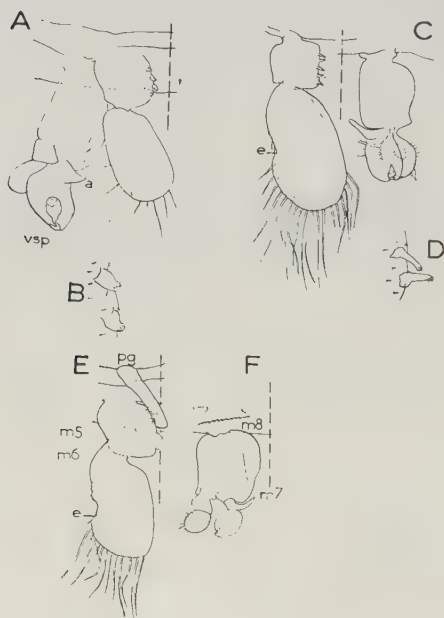
A. - ♀, 27/11 g, 31 jours après la greffe. Stade II, deuxième phase, tous les éléments de l'appareil mâle sont formés, avec des dimensions et des positions différentes. — B. - id. : détail de l'orifice de la vésicule spermatique C, D, E, F, observations sur la même ♀, 13/11 b. — C. - ♀ 13/11 b, 8 jours après la greffe. Stade II, première phase; formation de la vésicule spermatique par enroulement des bords de l'endopodite du pléopode 2. — D. - id. : détail de la vésicule spermatique. — E. - ♀ 13/11 b, 29 jours après la greffe. Stade II, deuxième phase, étude de la musculature. — F. - id. : détail de la vésicule spermatique, dont les bords latéraux se soudent.

a : apophyse de la vésicule spermatique; am : apophyse médiane de la vésicule spermatique; m₁ : muscle de la papille génitale; m₂ : muscle sterno-symphodiale (muscle du pléopode 2 ♀); m₃ : muscle symphodio-exopodiale externe; m₄ : muscle symphodio-exopodiale interne; pg : papille génitale; pl₁ et pl₂ : pléopodes 1 et 2; vsp : vésicule spermatique.

L'échelle correspond à A, C, E - B, D, F sont agrandis quatre fois plus.

FIG. 14

Formation de l'appareil génital externe mâle
Stade II, première et troisième phases



A. - ♀ 24/9 d, 15 jours après la greffe ; formation de la vésicule spermatique. — B. - id. : détail des crochets sympodiaux, courts et larges. — C. - id. : 110 jours après la greffe ; pléopode 1 droit et pléopode 2 gauche ; appareil génital complètement mâle ; constater l'allongement du pléopode 1, le raccourcissement du pléopode 2. — D. - id. : détail des crochets, plus fins qu'au stade précédent. — E. et F. - ♀ 5/6 d, 75 jours après la greffe ; appareil génital mâle. — E. - Papille génitale et pléopode 2 droit. — F. - Pléopode 2 gauche.

a : apophyse de la vésicule spermatique ; e : encoche sur le bord externe du pléopode 1.
Même échelle que précédemment.

est presque identique à celui d'un mâle, avec l'excroissance sternale destinée à devenir le point d'appui de l'apophyse de l'endopodite qui n'est pas encore formé.

STADE II. — *L'appareil génital externe prend brusquement un aspect mâle essentiellement marqué par la disparition des longues soies plumeuses des pléopodes 2 et la transformation de l'endopodite lamellaire en une vésicule spermatique, munie de son apophyse.*

Les critères permettant de distinguer trois nouvelles phases dont la transformation sont plus difficiles à choisir : ce sont la forme, la taille et l'ornementation des pléopodes qui évoluent parallèlement, le nombre des articles étant fixé au stade précédent.

Première phase : *Présence constante de papilles génitales - Pléopode 1 moins long que le second avec crochets courts et trapus sur le sympodite, et bord externe de l'exopodite rectiligne - Pléopode 2 à endopodite glabre, en forme d'ampoule, muni d'une apophyse conique courte dans la région proximale interne* (fig. 13 A, B, C, D - fig. 14 A, B).

Trois exemples : les femelles 13/11 b (fig. 13 C et D) et 24/9 d (fig. 14 A) à la première mue post-opératoire, huit à quinze jours après la greffe, la femelle 5/6 d à la quatrième mue, cinquante-cinq jours après l'opération, montrent des caractères semblables. Au-dessus du point d'insertion des pléopodes, sur le bord postérieur du septième sternite, les papilles génitales apparaissent sous forme de bourgeons larges et arrondis. Au niveau des pléopodes I, le sympodite porte des crochets courts, à embase large, dont le nombre varie de 1 à 4 ; la palette distale s'allonge, mais ses côtés restent droits et son bord postérieur est orné de longues soies plumeuses ; ce pléopode 1 recouvre partiellement le second. Quand au pléopode 2, son sympodite est fortement renflé dans la région antérieure externe ; l'exopodite biarticulé, déjà aux phases précédentes, possède une pièce terminale discoïde pourvue de plusieurs soies du type g sur son bord externe, des soies plumeuses sur son bord interne et une apophyse tergale exactement comme un mâle normal ; mais la longueur totale de cet appendice externe est inférieure à celle de l'endopodite. Cet endopodite, lui, est le résultat d'une véritable métamorphose : la lame plate bordée de longues soies plumeuses fait place à l'ébauche de l'organe copulateur ; une vésicule spermatique est formée, renflée dans la région antérieure et amincie postérieurement, en forme d'ampoule ou de « larme

batavique » selon l'expression de RACOVITZA (1919, p. 37) ; son ouverture postérieure, dirigée vers le côté externe, présente une forme allongée, déjà très sinueuse ; la pièce cylindrique médiane est ébauchée et plus antérieurement, sur le côté interne, une courte apophyse conique en forme d'éperon est née. La figure 13 D montre que la vésicule spermatique se forme par enroulement des bords de l'endopodite, comme le pense RACOVITZA (1919 c).

Variations. — Le nombre de crochets du pléopode 1 n'est pas en rapport direct avec le degré de masculinisation de l'ensemble de l'appareil et la longueur relative des pléopodes 1 est différente dans les trois cas envisagés.

Deuxième phase : *Pléopode 1 : présence de quatre ou cinq crochets subcylindriques sur le sympodite et naissance d'une encoche sur le bord externe de l'exopodite.* - *Pléopode 2 : épaissement du sympodite dans la région antéro-externe et rapprochement de son point d'insertion du plan sagittal. L'orifice de la vésicule spermatique s'ornement de dents et la longueur de son apophyse antérieure dépasse la largeur maximum de la vésicule* (fig. 13 E, F, fig. 14 C, D, E, F).

Les femelles 13/11 b, 27/11 g et 24/9 d, vingt-neuf, trente et un et vingt-huit jours après la greffe, toutes à la deuxième mue post-opératoire, illustrent ce stade. Les papilles génitales s'allongent, mais ne sont pas cylindriques comme celle des vrais mâles. Sur les pléopodes 1, les crochets atteignent les nombres limites de quatre ou cinq et une forme cylindrique, comme chez les mâles adultes ; une encoche se creuse sur le bord externe de l'article distal, pas en face de l'appareil copulateur, car le pléopode 1 n'est pas assez long. Les pléopodes 2 diminuent de longueur, leurs sympodites augmentent d'épaisseur et de largeur dans la région antéro-externe ; l'articulation sterno-sympodiale glisse progressivement vers le niveau d'insertion des pléopodes 1 ; l'ouverture de la vésicule spermatique se réduit et s'enroule en spirale et des dents ornent ses bords ; son apophyse antérieure acquiert une longueur supérieure à la largeur maximum de la vésicule spermatique.

Tous les éléments nécessaires à la formation d'un appareil génital mâle sont présents, mais les dimensions et le modelé des différents articles sont tels que cet ensemble ne peut être fonctionnel.

Troisième phase. — *L'appareil génital a un aspect mâle réel. Sa morphologie correspond à ses fonctions* (fig. 14 E. F.).

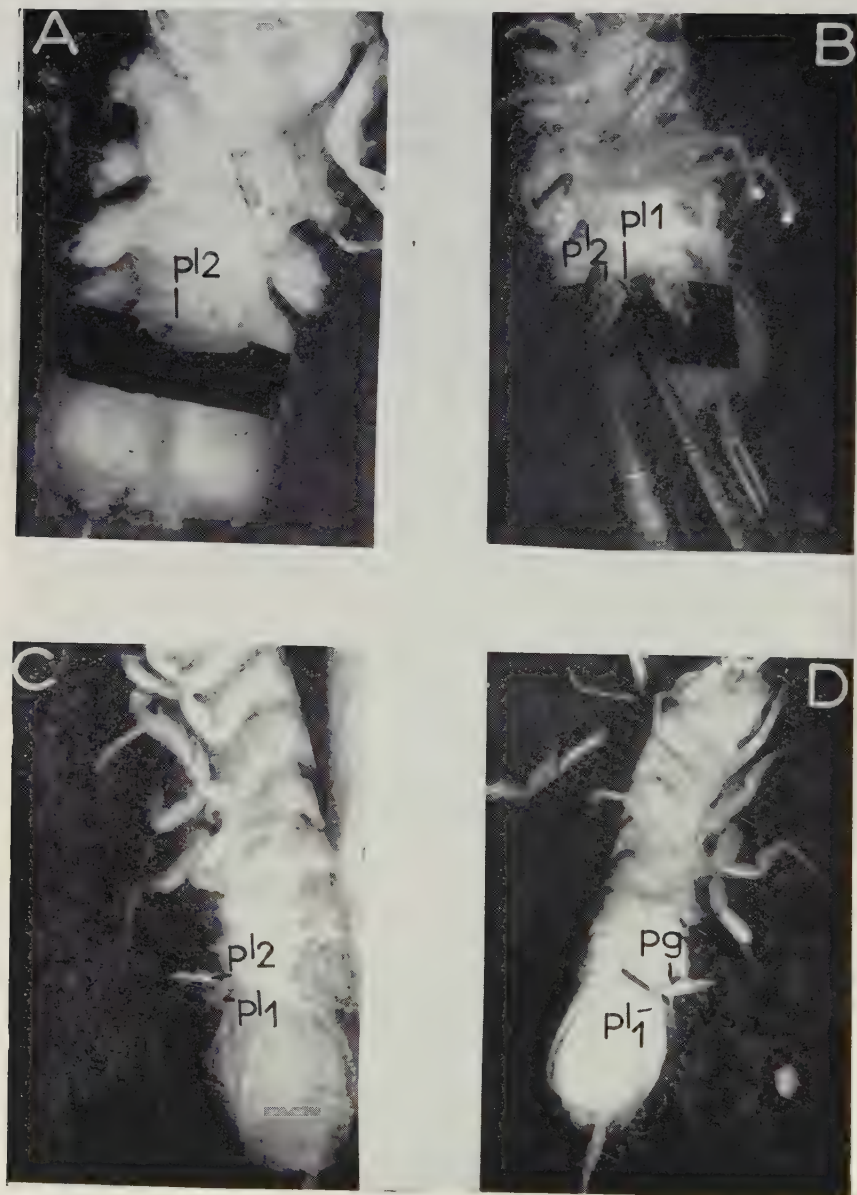
Les deux femelles 5/6 d, soixante-quinze jours après la greffe et 24/9 d, cent dix jours après, illustrent cette phase. Les papilles génitales s'articulent sur le septième sternite et leurs extrémités postérieures atteignent le dernier crochet du pléopode 1. Les pléopodes 1 recouvrent et dépassent en arrière les pléopodes 2 ; la région latéro-externe du sympodite est renflée, tandis que la région interne forme un vallonement dans lequel se logent les papilles génitales ; l'encoche du bord externe de l'exopodite se situe en face de l'article distal de l'exopodite des seconds pléopodes. Les pléopodes 2 possèdent un sympodite élargi et épaissi ; l'articulation sternosympodiale est située exactement en arrière de l'articulation correspondante des pléopodes 1 ; les deux articulations sympodio-endopodiale et exopodiale s'alignent sur un même plan transversal, si bien que l'apophyse conique de l'endopodite pourrait normalement s'appuyer sur l'excroissance sternale de l'exopodite lors d'une copulation. La vésicule spermatique diminue de taille, comme le montrent les dessins A et C de la figure 14.

Remarques. — La femelle 5/6 d, soixante-quinze jours après la greffe, est l'exemplaire le plus masculinisé que j'ai obtenu. Pourtant, certains détails de l'appareil génital des grands mâles ne sont pas encore apparus : l'encoche postérieure de l'apophyse conique de l'endopodite, les aspérités de la pièce médiane de la vésicule spermatique et les complications de l'ornementation de son orifice.

— Musculature :

Dans l'ensemble, chaque muscle nouveau n'est apparu qu'après la formation de la membrane articulaire qui ébauche l'articulation définitive ; cela correspond bien au mode de formation des muscles des Arthropodes (A. VANDEL, 1949, p. 83) qui s'insèrent tout d'abord à la surface interne de l'épiderme et s'appuient par la suite directement sur la cuticule par l'intermédiaire de tonofibrilles qui traversent les cellules épidermiques. Les muscles nouveaux apparaissent d'abord sous forme d'une bande mince qui s'élargit en éventail par la suite. Le muscle en éventail augmente de taille au rythme des modifications de forme de l'article correspondant : la région étalée de l'éventail épaissit lorsque ces régions présentent un renflement et la petite surface d'insertion du muscle au niveau de l'articulation augmente de volume lorsque les condyles se forment.

FIG. 15
Stades de masculinisation des femelles



A. - ♀ 9/5 a ; L : 9 mm ; stade I, première phase. — B. - ♀ 21/11 e ; L : 8 mm ; stade I, troisième phase. — C. - ♀ 13/11 b ; L : 5,5 mm ; stade II, deuxième phase. — D. - ♀ 27/11 g ; L : 8,5 mm ; stade II, deuxième phase.
L : longueur du corps ; pl₁ et pl₂ : pléopodes 1 et 2 ; pg : papille génitale.

Les muscles (1) du pléopode 1 ne naissent que pendant la deuxième phase du premier stade d'évolution ; ainsi, la femelle 21/11 e, la plus transformée au cours de la première phase du point de vue de ces appendices ne présente aucun muscle nouveau différencié.

Le muscle du pléopode 2 femelle persiste et devient le muscle sternosympodial interne ; le muscle sternosympodial externe est généralement arraché lors du prélèvement des appendices. Dès que

TABLEAU XVII

Phases de formation de l'appareil génital externe ♂ chez les femelles, en fonction des mues

Etapes de formation de l'appareil génital externe ♂		Mues post-opératoires					
		1ère	2e	3e	4e	5e	6e
STADE I	lère	- 12/1 g AD5 14 j.	- 27/2 k AD1 31 j.				
		- 27/2 j AT5 14 j.	- 27/11 c AD2 20 j.				
		- 9/5 a AT6 9 j.					
	lère	- 5/6 d AD2 9 j.					
		- 6/6 a AD2 (24 j.)					
	phase	- 11/6 c AD2 8 j.					
		- 14/6 x AD2 16 j.					
		- 22/9 e AT6 15 j.					
		- 14/6 a AD2 11 j.					
	2e	- 12/1 d AT3 15 j.	- 5/6 d 16 j.				
		- 18/9 f AT6 11 j.	- 11/6 c 15 j.				
	phase	- 21/11 e AD2 10 j.	- 22/9 e 25 j.				
		- 27/11 g AD2 9 j.	- 25/2 e AT3 26 j.				
			- 13/11 h AT6 17 j.				
	3e		- 14/6 a 21 j.	- 5/6 d 41 j.			
	phase		- 21/11 e 20 j.	- 22/9 e 36 j.			
			- 10/11 a AT6 23 j.				
STADE II	lère	- 13/11 b AD2 8 j.			- 5/6 d 55 j.		
	phase	- 24/9 d AD2 15 j.					
	2e		- 27/11 g 29 j.				
			- 13/11 b 29 j.				
	phase		- 24/9 d 28 j.				
	3e			- (-24/9 d 42 j.)		- 5/6 d 75 j.	
					- 24/9 d 73 j.		
	phase					- 24/9 d 85 j. - 24/9 d 110 j.	

AD₁, AD₂ = greffe de glande androgène et canal déférent.

AT₅, AT₆ = " " " " et utricles testiculaires.

j = jour

12/1 g, 27/2 j ... etc. = noms des femelles en expérience = date de la greffe.

) Les chiffres en indice représentent le nombre de canaux déférents ou d'utricles.

(1) La musculature des pléopodes mâles est étudiée par MAERCKS.

le bord antéro-externe de ce pléopode s'élargit, le muscle sympodio-exopodial externe apparaît sous forme d'une bande étroite, très latérale (fig. 13 A, femelle 27/11 g) et prend une forme en éventail au deuxième stade d'évolution (fig. 13 E, femelle 13/11 b).

Ce sont ensuite le sympodo-exopodial interne et les muscles de l'exopodite qui naissent (fig. 13 E, femelle 13/11 b).

Le sympodo-endopodial apparaît seulement après la formation de la vésicule spermatique qu'il fait mouvoir : je l'ai cherché en vain sur la femelle 27/11 g (fig. 13 A) et, en revanche, la femelle 13/11 b, à la même phase (fig. 13 E), mais un peu plus évoluée, possède apparemment la musculature normale de cet appareil copulateur.

Les deux muscles externes des papilles génitales semblent se former lorsque ces appendices s'articulent sur le sternite, au deuxième stade d'évolution de l'appareil ; ils sont absents chez la femelle 21/11 e (fig. 12 E) et présents chez la femelle 13/11 b (fig. 13 E).

c) *Evolution des variants sexuels* (fig. 16).

Ces caractères concernent essentiellement la forme, la taille et l'ornementation des articles distaux des péréiopodes I, IV et VII et la taille générale de l'animal.

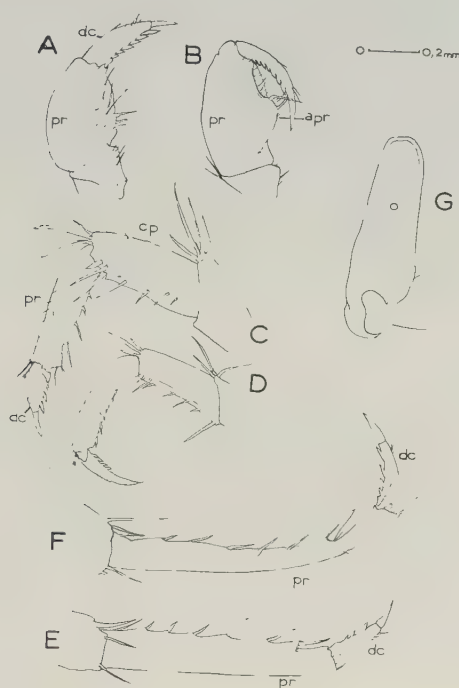
— *Processus de transformation.*

Une femelle 22/3 a montré une transformation de ses péréiopodes femelles dans la forme mâle, tandis que ses pléopodes 2 présentent seulement l'ébauche épidermique, visible par transparence, d'un exopodite qui serait apparu quelques jours plus tard lors de la mue. C'est le seul cas.

L'observation des vingt autres femelles plus ou moins masculinisées autorise à dire que la transformation des péréiopodes est postérieure à la formation de l'appareil copulateur ; en effet, seule la femelle 5/6 d, pourvue d'un appareil génital externe parfaitement adapté à la copulation, possède des péréiopodes typiquement mâles. Seront décrites ici les transformations observées lors de la mort de la femelle 5/6 d, c'est-à-dire les caractères fixés sur l'exosquelette à la cinquième mue post-opératoire, soixante-quinze jours après la greffe ; je les comparerai à ceux qui existaient lors de l'opération

FIG. 16

Masculinisation des péréiopodes étudiée sur la femelle 5/6 d



A. - Péréiopode I propodos (pr) et dactylos (dc) avant la greffe. — B. - id. : 75 jours après la greffe ; forme mâle ; apophyse propodiale (apr). — C. - Péréiopode IV avant la greffe, carpos (cp), propodos (pr) et dactylos (dc). — D. - id. : 75 jours après la greffe, crochets nuptial mâle. — E. - Péréiopode VII, avant la greffe ; propodos (pr) et dactylos (dc). — F. - id. : 75 jours après la greffe ; allongement du propodos. — G. - Oostégite (o) non fonctionnel de la quatrième paire.

— *Péréiopode I* (fig. 16 A et B).

Les propodos élargis ont formé une apophyse proximale antérieure ornée de quatre épines articulées, alors que certains mâles adultes n'en possèdent encore que trois. Les phanères, nombreux et serrés, s'alignent sur les deux bords de l'aire lisse entre l'apophyse propodiale et l'articulation distale ; les phanères en forme de peigne court, disposés en une ligne continue contre la rangée antérieure de soies ont disparu, sauf au voisinage de l'articulation distale, comme chez les grands mâles. Le dactylos est le seul article dont la longueur ait augmenté (de 0,25 à 0,40 mm) ; il s'est légèrement courbé et en position repliée, peut s'appuyer sur le bord antérieur de l'apophyse propodiale ; ses épines ont acquis la forme losangique et une surface striée caractéristique des mâles et se recouvrent partiellement. Ces péréiopodes I sont la parfaite image de ceux des vieux mâles de 12 mm de long, mais réduite homothétiquement aux dimensions d'une petite femelle de 5 mm de long.

— *Péréiopode IV* (fig. 16 C, D).

Leur taille diminue ; voici les longueurs en mm des segments mesurées au milieu des articulations, neuf jours et soixante-quinze jours après la greffe :

<i>Basis</i>	<i>Ischion</i>	<i>Méros</i>	<i>Carpos</i>	<i>Propodos</i>	<i>Dactylos</i>
0,65	0,40	0,22	0,40	0,50	0,28
0,65	0,36	0,18	0,38	0,45	0,27

Les phanères du bord intérieur du carpos se sont alignés en deux rangées, dont une plus antérieure. Le propodos a acquis une forme concave du côté postérieur et le dactylos aminci, une épine supplémentaire et une griffe plus longue.

— *Péréiopodes VII* (fig. 16 E, F).

Ils se sont allongés uniquement au niveau des articles distaux ; le propodos passe de 0,9 à 0,11 mm et le dactylos de 0,40 à 0,45 mm.

— *Taille*.

La taille générale n'a pas obéi aux lois du dimorphisme sexuel de l'Aselle, car elle aurait augmenté plus que chez les témoins ; en quatre vingt-dix jours, elle a grandi de 0,2 à 0,3 mm. Ce fait contraste avec le cas des femelles castrées, qui grandissent plus vite que les témoins, et que les femelles masculinisées dans les mêmes conditions d'élevage (18°).

- d) *Comparaison des figures présentées par les pléopodes des femelles en voies de masculinisation avec les figures décrites chez les mâles prépubères, les intersexués, les mâles en régénération.*

— *Mâles prépubères.*

La formation de l'appareil génital externe des jeunes mâles et celui des femelles en voie de masculinisation suivent le même processus. En effet, les formes décrites chez les jeunes mâles par RACOVITZA (1919 c) et NEEDHAM (1938) se situent parfaitement dans le processus semi-théorique établi ici, mais la rapidité de l'évolution chez les mâles prépubères est plus homogène.

— *Intersexués.*

Les intersexués décrits ne présentent pas de pléopodes ressemblant à ceux des mâles prépubères, ni à ceux des femelles en voie de masculinisation et sont de réels cas pathologiques. Il s'agit, d'une part, de l'intersexué de UNWIN (1920) qui est un intersexué d'*aquaticus* (avec pléopode 1 mâle et pléopode 2 à l'état de bourgeon) et non un hybride entre les espèces *meridianus* Rac. et *aquaticus* L. *sensu* Rac. comme le pense NEEDHAM (1941) ; il s'agit, d'autre part, des huit intersexués de MAERCKS (1930) qui, contrairement au premier cas, présentent des pléopodes 1 et papille génitale mâles, mais des pléopodes 2 peu différenciés. Les vingt-huit intersexués de MUNRO (1953), qui ne sont pas décrits, appartiennent à une population parasitée par des Acanthocéphales. Quant à l'intersexué que j'ai trouvé (station n° 2), il présentait un appareil génital externe mâle normal, des orifices génitaux femelles et des oostégites de petite taille.

— *Figures de régénération.*

NEEDHAM a étudié expérimentalement la régénération de l'appareil génital externe du mâle (1941, fig. 9, 12). Les phases décrites se situent bien dans le processus de masculinisation des femelles.

e) *Conclusions.*

L'observation de l'apparition d'un appareil génital externe mâle plus ou moins développé chez les vingt femelles en voie de masculinisation permet :

- d'une part, d'établir un processus de formation de l'appareil génital externe mâle qui peut s'appliquer à la transformation

des différents appendices qui le constituent, chez les mâles prépubères autant que chez les femelles masculinisées expérimentalement par la greffe de glande androgène ;

- d'autre part, de souligner la rigueur du déterminisme qui régit l'action de l'hormone androgène sur les territoires susceptibles de répondre à son action.

Cette étude morphologique conduit aussi à donner quelques précisions et formuler une rectification au sujet de la valeur morphologique des pléopodes femelles.

— *Valeur morphologique des pléopodes 2 femelles*

RACOVITZA (1919 c) attribue au pléopode 2 des femelles la valeur d'un exopodite. Mais si l'on considère, comme lui, dans les pléopodes 2 des mâles la vésicule spermatique comme un endopodite et l'article externe biarticulé comme un exopodite, l'étude de la masculinisation de cet appendice prouve que le pléopode 1 femelle est un sympodite dans sa région proximale, mais que sa région distale plumeuse est un *endopodite*, et son côté externe, au niveau des premières soies, un exopodite (fig. 10 à 14).

— *Valeur de la soie g du pléopode 2 femelle.* — Le bord externe de l'article distal de l'exopodite des pléopodes 2 mâle porte toujours un groupe de soies glabres et raides. Or, il est possible de suivre sur les femelles en cours de masculinisation l'évolution du territoire du pléopode femelle autour d'une soie g analogue à celle de l'exopodite mâle placée sur le côté externe, en avant des soies plumeuses beaucoup plus courtes qu'elles. Le bourgeon exopodial mâle se forme dans le pléopode 2 femelle au niveau de cette soie g quand elle existe (fig. 10) ou bien presque parallèlement à la formation de cette soie quand elle n'existe pas primitivement ; la membrane interarticulaire de cet exopodite naissant apparaît en avant de la soie g (fig. 11). Lorsque l'article terminal a acquis sa forme discoïde définitive, les soies du type g se sont multipliées dans le voisinage de la première.

Le morphologiste pourra considérer cette soie comme un vestige d'un exopodite femelle ancestral. L'endocrinologie interprètera sa présence comme le reflet de l'état sexuel hormonal de la femelle ; pourquoi ce territoire destiné chez le mâle à s'orner de plusieurs soies de ce type n'en présenterait-il pas une chez certaines femelles sous l'influence de très faible quantité de substance identique ou chimiquement voisine de l'hormone androgène ? C'est en effet la région hypodermique qui réagit en premier à l'action de cette hormone.

2) MODIFICATIONS PRÉSENTÉES PAR LES CYCLES ET LES CARACTÈRES EXTERNES DES FEMELLES MASCULINISÉES OU NON.

Après la greffe des différentes fractions des tractus génitaux mâles, les femelles, masculinisées extérieurement ou non, présentent une inhibition de leur fonction reproductrice en période d'activité sexuelle, mais les caractères sexuels permanents demeurent. En période de non-reproduction, les caractères sexuels ne sont pas modifiés. De plus, les cycles d'intermue, même entre deux mues normales, ont tendance à s'allonger assez irrégulièrement. Les tableaux XV et XVI donnent les cycles et les types de mues des femelles suivies lors de ces expériences (p. 87 et p. 88).

a) *Action sur les caractères sexuels temporaires liés à l'accouplement, la ponte et l'incubation.*

— *Femelles opérées pendant la période de reproduction (expériences de l'hiver 1959, du printemps et de l'été 1958).*

Les vingt-et-un cas retenus (tabl. XII, p. 85) pour l'étude des modifications externes donnent les résultats suivants :

Sur quinze femelles opérées pendant une incubation, treize n'ont plus formé de marsupium, ni présenté de caractères liés à la formation de cette poche incubatrice et à la ponte : six d'entre elles manifestèrent des signes de masculinisation lors de la mue intermédiaire succédant à la mise-bas et qui eut lieu huit à vingt-deux jours après la greffe (femelles 6/6 a ; 11/6 c ; 14/6 a ; 14/6 x ; 12/1 g ; 27/2 j) ; deux autres ont commencé à se masculiniser longtemps après cette mue (22/3 a, quarante-trois jours après cette M. I. et 27/2 k, trente-et-un jours) ; cinq femelles enfin ne se sont pas masculinisées lors de cette mue intermédiaire, ni par la suite (femelles 18/6 c ; 6/6 b ; 1/4 a ; 1/4 b ; 25/2 e).. Une femelle 5/6 d, quoique légèrement masculinisée lors de la mue intermédiaire suivant la greffe, a refait une mue parturienne et pondu quelques œufs seulement ; elle a continué à se masculiniser rapidement. Une autre femelle de cette catégorie d'expériences (27/2 e), après une mue intermédiaire post-opératoire et une mue normale, a fait une seconde mue normale « anormale » avec apparition d'un seul caractère lié à l'incubation : la paire de palettes soyeuses articulées à l'épipodite des maxillipèdes ; ses oostégites non fonctionnels avaient la taille maximale et la région

distale rectangulaire. Cette dissociation des caractères liés à l'incubation en deux catégories apparaît avec les castrations temporaires des femelles aux rayons X ; j'interprète (quatrième partie) la formation de cette palette comme un caractère naissant sous l'action d'un seuil d'hormone ovarienne inférieur à celui qui détermine l'apparition des oostégites et supérieur à celui qui conditionne la ponte.

Deux femelles opérées après une mue intermédiaire ont fait la mue parturielle attendue et ont pondu ; l'une a légèrement masculinisé ses pléopodes (9/5 a), l'autre non (3/6 l).

Enfin, quatre femelles opérées à la fin du repos sexuel et dont la forme rectangulaire et la taille maximum des oostégites laissent prévoir une mue parturielle prochaine, ont effectué cette mue parturielle attendue dix et quinze jours après la greffe ; l'une a présenté une masculinisation des pléopodes en même temps (12/1 d), deux autres non (12/1 a et 12/1 b) ; la quatrième (12/1 i) n'a pas fait la mue parturielle attendue, mais des mues normales, et ne s'est pas masculinisée.

Les intermues après la dernière incubation se sont réduits à une durée variant de onze à quinze jours dans l'ensemble et dans un cas, vingt jours (5/6 d).

— *Femelles opérées pendant la saison de repos sexuel (expériences de l'automne 1959).*

Les quatorze femelles retenues (tabl. XII, p. 85) pour l'étude des modifications externes donnent les résultats suivants :

Les quatre femelles opérées en septembre pendant une incubation ont effectué régulièrement des mues normales après la mue intermédiaire suivant la greffe ; trois ont commencé à se masculiniser (24/9 d ; 18/9 f ; 22/9 e) et une non (22/9 b).

Les femelles qui ont vécu assez longtemps pour arriver au moment de la reprise de l'activité sexuelle en janvier (c'est une date moyenne) sont au nombre de six (10/11 a ; 13/11 h ; 27/11 d ; 24/9 d ; 13/11 b ; 27/11 g). Aucune d'entre elles n'a pondu, ni fait de mue parturielle. Je ne qualifie pas ce résultat de positif. En effet, les dix femelles témoins en élevage dans les mêmes conditions qui vivaient aussi à cette période présentaient également à cette date des oostégites de taille réduite alors que dans la nature, en janvier, les couples sont nombreux et les femelles porteuses de marsupium se rencontrent. J'ai expliqué ce retard de la reprise

de l'activité saisonnière des Aselles en élevage à 18° dans la deuxième partie : un antagonisme existe entre la fréquence des mues et l'activité reproductrice à *longue échéance* ; les femelles élevées longtemps à 18° muent tous les dix - quinze jours environ suivant leur taille, c'est-à-dire assez fréquemment, mais leurs pontes sont moins importantes et la première mue parturienne de la saison hivernale apparaît plus tard que dans la nature.

— *En conclusion*, nous pouvons dire que l'action inhibitrice des greffons est totale en ce qui concerne la fonction incubatrice des femelles (vingt-et-un cas sur vingt-et-un). Cet effet est indépendant de la masculinisation externe. Cette action se manifeste dans un certain ordre : diminution de la vitellogenèse (5/6 d), inhibition du caractère fonctionnel des oostégites et des orifices génitaux, et réduction de la durée des intermues (sur l'ensemble des cas), enfin, disparition de la palette des maxillipèdes (27/2 e).

b) *Action sur les caractères sexuels permanents des femelles.*

— *Femelles opérées au début et au milieu de la période de reproduction (hiver 1959, printemps - été 1958).*

Les oostégites non fonctionnels des treize femelles qui ont vécu assez longtemps pour faire des mues normales ont gardé un bord distal rectangulaire ou arrondi et une taille moyenne (o. n. f. A. S.) : c'est-à-dire que *ces femelles ont conservé l'aspect caractéristique d'une certaine activité sexuelle*. Qu'il y ait masculinisation externe ou non, les résultats sont semblables. La femelle la plus masculinisée (5/6 d), à côté de son appareil génital externe et de péréopodes de mâle, porte des oostégites de taille moyenne à bord libre rectangulaire (fig. 16 G).

La persistance de ce caractère habituellement variable au cours de plusieurs mues normales successives est particulière à ces expériences de greffes de tractus mâles. Chez les femelles normales, on ne peut trouver des oostégites de cette forme que le temps d'un ou deux intermues ; à la mue suivante, ou bien ils régressent si la saison du repos sexuel annuel s'annonce, ou bien ils deviennent fonctionnels, si la période de reproduction commence. Notons deux exceptions : la femelle 12/1 i, sans se masculiniser, a effectué quatre mues normales post-opératoires et ses oostégites, de grands et carrés, sont devenus courts avec un bord distal arrondi, puis ovale, et cela fin février, ce qui est exceptionnel ; la femelle 12/2 g, en commençant à changer de sexe, à la première mue intermédiaire, douze jours après la greffe, a déjà formé des oostégites réduits.

— Femelles opérées au début et au milieu de la saison de repos sexuel (automne 1959).

Les manifestations sont identiques à celles des témoins ; les oostégites non fonctionnels de grande taille acquièrent l'aspect caractéristique du repos sexuel et ceux qui présentaient déjà cette forme la conservent. La femelle prépubère 13/11 b fait exception : les oostégites n'ont pas grandi au cours des quatre mues post-opératoires.

Chez aucune de ces femelles, les oostégites n'ont acquis une taille plus réduite que chez les exemplaires en repos sexuel ou castrés ; cela signifie que les greffons sont *sans action sur les caractères sexuels permanents*.

c) Action sur la durée des périodes d'intermue.

Rappelons qu'il existe des intermues d'une durée de sept à quinze jours suivant l'âge de l'animal adulte, dans un élevage à 18°, et des intermues plus longs pendant les incubations (vingt-vingt-deux jours en moyenne à 18°). En période de reproduction, les intermues de courte durée alternent avec ceux de longue durée. Le tableau XVIII souligne l'allongement que prend l'intermue qui suit la première mue normale post-opératoire remplaçant une mue parturielle ; le caractère sexuel temporaire qu'est cet allongement ne disparaît pas en même temps que les caractères morphologiques correspondants. Les ovariectomies, au contraire, suppriment ce caractère physiologique en même temps que les autres caractères liés à l'incubation.

TABLEAU XVIII

Durées en jours (j) des périodes d'intermue précédant et suivant la première mue normale provoquée par les greffes de glandes androgènes en période annuelle de reproduction

Conditions et résultats des expériences	Nom de l'animal - Date de la greffe						
	22/3 a	1/4 a	1/4 b	5/6 d	6/6 b	14/6 a	18/6 c
Type de greffe	AD	AT	AT	AD	AT	AD	AD
Masculinisation externe (♂) ou non (-)	♂	-	-	♂	-	♂	-
Durée de l'intermue suivant la 1ère mue intermédiaire post-opératoire	13 j.	7 j.	11 j.	14 j.	12 j.	10 j.	10 j.
Durée de l'intermue suivant la 1ère mue normale provoquée	27 j. +	24 j.	20 j. +	20 j.	18 j. +	29 j. +	11 j.
Durée de l'intermue suivant la 2e mue normale provoquée		+		15 j. +			2 j. +

Le tableau XIX montre que même pendant le repos sexuel, les durées des intermues sont perturbées après les greffes de glandes androgènes, avec un allongement dans huit cas sur vingt. La présence d'hormone androgène perturbe le métabolisme de la glande de mue des femelles.

TABLEAU XIX

Durées en jours (j) des périodes d'intermue suivant les expériences de greffes de glandes androgènes en période de repos sexuel

Conditions et résultats des expériences	Nom de l'animal - date de la greffe								
	22/9 b	22/9 e	24/9 d	13/11 b	21/11 e	27/11 d	27/11 e	27/11 g	T 7
Type de greffe	AD	AT	AD	AD	AD	AT	AD	AD	
Masculinisation externe (♂) ou non (-)	♂	♂	-	♂	♂	-	♂	♂	
Durée du 1er intermue post-opératoire complet	11 j.	10 j.	13 j.	29 j.	11 j.	8 j.	18 j.	20 j.	9 j.
Durée du 2e intermue post-opératoire	20 j.	11 j.	14 j.	18 j. +	11 j. +	14 j.	11 j. +	9 j. +	11 j.
Durée du 3e intermue post-opér.	1 j. +	5 j. +	31 j.			17 j. +			10 j.
Durée du 4e intermue post-opér.			12 j.						11 j.
Durée du 5e intermue post-opér.			24 j.						1 j. +
Durée du 6e intermue post-opér.			1 j. +						

3) CONCLUSION.

Les greffes des différentes régions des tractus génitaux mâles portant des cellules androgènes provoquent une masculinisation rapide des territoires externes « compétents » de la femelle ; elles inhibent la formation des caractères périodiques liés à la ponte et l'incubation, sauf l'allongement de la durée de l'intermue. Les caractères permanents des femelles, au contraire, ne sont pas affectés ; les oostégites persistent sous leur forme de repos sexuel, en période de non-reproduction, ou d'activité sexuelle moyenne, en période de reproduction.

3. — Appareil génital interne des femelles en voie de masculinisation ou non.

1) MATÉRIEL ÉTUDIÉ.

Les observations histologiques concernent l'état de l'appareil génital interne de onze femelles opérées et celui des greffons.

Six de ces femelles ont reçu une fraction de canal déférent postérieur et des cellules androgènes, cinq autres d'utricules testiculaires et cellules androgènes. La fixation de ces Aselles a eu lieu entre trois et quatre vingt-dix jours après la greffe : trois et dix jours après l'opération avant la première mue post-opératoire dans deux cas ; entre dix-sept et quatre vingt-dix jours après la greffe dans dix-sept cas, après une ou plusieurs mues post-opératoires et apparition des signes extérieurs de la masculinisation ; trente-six et quarante-deux jours après l'implantation chez deux femelles non masculinisées après plusieurs mues post-opératoires. Huit de ces onze greffes ont eu lieu au début de la saison de repos sexuel, deux au milieu de la période de reproduction et une à la fin.

Les témoins appartiennent à trois catégories : des témoins vrais, c'est-à-dire des femelles élevées en même temps, dans les mêmes conditions et traumatisées comme les opérées ; des exemplaires prélevés dans la nature en pleine période de repos sexuel ; enfin, des Aselles « castrés » aux rayons ionisants.

Le tableau XX (p. 122) résume les résultats de l'étude histologique de ces différents cas ; l'ordre dans lequel sont placés les exemplaires considérés est établi en fonction de la durée qui sépare l'opération de la fixation.

2) RÉSULTATS.

Ils seront donnés suivant ce plan : un énoncé des traits caractéristiques de l'action des cellules androgènes, une description de l'état de l'appareil génital des opérés, une comparaison avec les témoins, puis l'exposé du processus de l'action des cellules androgènes sur l'appareil génital interne des femelles.

a) *Caractéristique de l'action des greffons androgènes sur l'appareil génital femelle.*

— Cette action est marquée par une *régression rapide des ovaires*. Les *glandes sternales conservent leur structure normale*.

— Elle est *constante* quelle que soit la région androgène de l'appareil génital mâle qui soit greffée.

— La réduction poussée des ovaires n'est accompagnée ni de l'apparition de gonies mâles, ni de la transformation des voies génitales dans le sens mâle, contrairement aux caractères sexuels externes qui se masculinisent rapidement.

— Les deux femelles non masculinisées extérieurement après plusieurs mues ont un ovaire presque aussi régressé que celles qui ont changé de sexe, mais pas les témoins.

— Les greffons sont vivants dans tous les cas (fig. 17 A). Lorsqu'il s'agit d'utricules testiculaires, on constate que la spermatogenèse est arrêtée, mais que le tissu pariétal reste abondant ; lorsqu'il s'agit de canaux déférents postérieurs, les grosses cellules basophiles demeurent bien visibles. Dans l'un et l'autre cas, les cellules androgènes plus petites sont plus difficiles encore à identifier que lorsqu'elles sont en place, car un abondant conjonctif entoure le greffon.

b) *Morphologie interne et histologie de l'appareil génital des femelles opérées, masculinisées ou non* (fig. 17, p. 117, fig. 18, p. 118).

Les cas sont répartis en trois catégories : les femelles qui n'ont pas encore mué et montrent le début de l'action androgène, puis les sept exemplaires plus ou moins masculinisés, enfin les deux femelles qui ont mué sans évoluer dans le sens mâle.

— *Début de l'action des greffons mâles* : femelles 27/11 i, trois jours, femelles 19/11 b, dix jours après la greffe (fig. 18 A et B).

Les deux exemplaires sont en expérience pendant la période de repos sexuel ; ils portent des oostégites réduits (*o. n. f. R. S.*) Ils ont reçu trois utricules testiculaires et les cellules androgènes correspondantes, et n'ont pas encore mué.

L'observation des coupes révèle une influence des greffons non pas au troisième jour, mais nettement au dixième jour qui suit l'opération. Les ovaires gardent un volume normal. Les figures de prophase de méiose caractéristiques des ovocytes disparaissent dans les ovocytes, en début d'accroissement et les noyaux des gonies deviennent anguleux. Les gros ovocytes présentent une structure nucléaire apparemment intacte, mais le bord de leur cytoplasme devient crénelé. Les cellules folliculaires du type B présentent un cytoplasme anormalement vacuolaire (comparer les figures 18 A et B).

— *Action des greffons mâles chez les femelles en voie de masculinisation externe.*

Dans l'ensemble, les ovaires diminuent de volume en largeur et en longueur ; leur paroi endothéliale se plisse. Les oviductes

attachés à chaque orifice génital s'étirent (fig. 17 B). Les glandes sternales restent visibles. Les descriptions de la structure des ovaires de ces sept exemplaires sont réparties en quatre groupes, en fonction du degré de masculinisation externe des femelles.

Femelles 27/11 c et 21/11 e, trente-et-un et trente-deux jours après la greffe ; appareil génital externe en première et deuxième phase du stade I de masculinisation (fig. 17 B). Leurs ovaires deviennent des sacs ovariens à fine paroi plissée, sans structure nucléaire. Il reste dans ces ovaires quelques ovogonies et ovocytes de petite taille. Les ovocytes avec granulations acidophiles (de 100 μ au moins de diamètre normalement) mesure 40 μ environ de diamètre et sont agglomérés. Les cellules folliculaires, du type A et B, sont plus rares que chez les Aselles normaux.

Femelles 14/6 a et 22/9 e, quarante et quarante-et-un jours après la greffe, appareil génital externe, troisième phase, stade I (fig. 17 C). Les ovaires de ces femelles sont vides et aplatis, légèrement plus épais dans la zone germinative ; la paroi est plissée. L'épithélium des oviductes montre des noyaux ponctiformes. Les ovocytes présents ont un diamètre de l'ordre de 10 μ ou 80 μ chez 5/6 a et de 10 μ seulement chez 22/9 e ; cette différence s'explique si l'on pense que la première opérée en pleine période de reproduction possédait plusieurs lignées de gros ovocytes de taille décroissante destinés aux pontes ultérieures, tandis que la seconde, en repos sexuel, au moment de la greffe ne contenait qu'une seule lignée de gros ovocytes. Les cellules folliculaires n'ont plus une structure nucléaire toujours nette ; le type B semble toutefois prédominer sur le type A.

Femelles 13/11 h et 13/11 b, cinquante-cinq et cinquante-six jours après la greffe, appareil génital externe deuxième phase du

A. - Greffon testiculaire ; ♀ 19/11 b. — B. - Réduction de taille de l'ovaire, étirement de l'oviducte ; glande sternale normale, très visible, car la fixation a eu lieu lors d'une mue ; ♀ 21/11 a, 36 jours après la greffe. — C. - Ovaire vide, ♀ 22/9 e, 41 jours après la greffe. — D. - Ovaire très réduit ; cellules androgènes ♀, 13/11 h, 56 jours après la greffe. — E. - Glande sternale de la même femelle. — F. - Ovaire réduit d'une femelle non masculinisée, ♀ 28/11 d, 36 jours après la greffe.

A, B, C : même échelle ; D, E, F : même échelle.

ov : ovaire ; od : oviducte ; og : orifice génital ; gs : glande sternale ; ga : glande androgène ; ut : utricule testiculaire.

FIG. 17

Histologie des femelles ayant reçu un greffon androgène

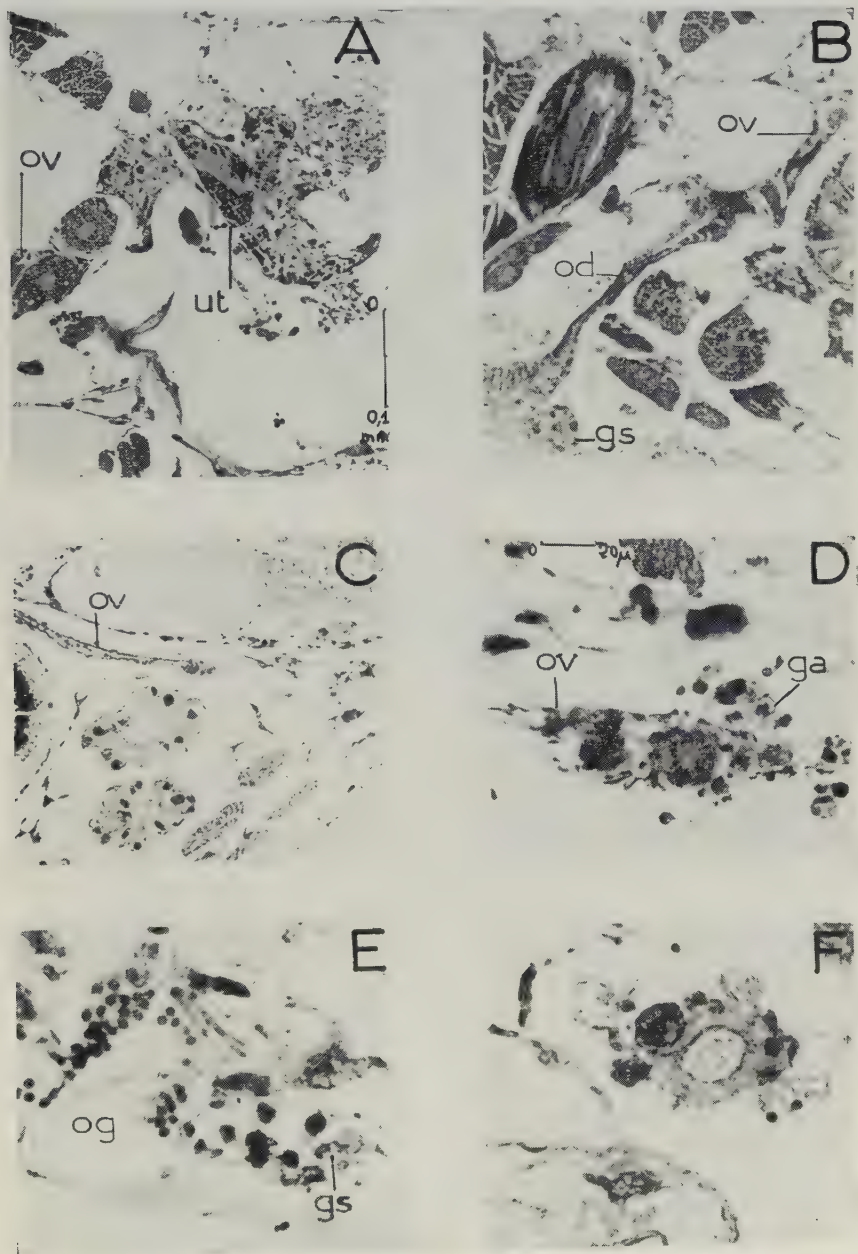
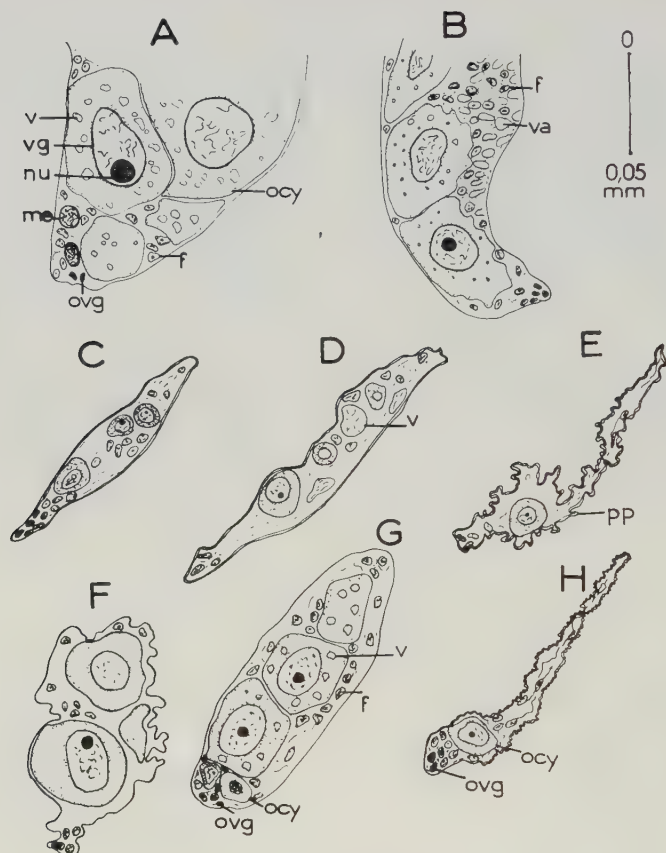


FIG. 18

Evolution des ovaires des femelles après les greffes de glandes androgènes
(coupes transversales)



A. - ♀ 27/11 i, 3 jours après la greffe ; aspect normal, ovocytes I en prophase méiotique. — B. - ♀ 19/11 b, 10 jours après la greffe, cytoplasme des cellules folliculaires anormalement vacuolaire. — C. - ♀ 13/11 b, 55 jours après la greffe ; stade II, deuxième phase ; disparition des ovocytes en première phase d'accroissement ; diminution du nombre des cellules folliculaires. — D. - ♀ 13/11 h, 56 jours après la greffe ; stade I, deuxième phase ; diminution du nombre des cellules folliculaires ; plus de cellules du type A. — E. - ♀ 14/6 a, 40 jours après la greffe ; stade I, troisième phase, ovaire presque vide, paroi plissée. — F. - ♀ 28/11 d, 36 jours après la greffe ; femelle non masculinisée. — G. - Témoin en élevage, ovaire en repos sexuel. — H. - Témoin, ovaire 2 jours après une ponte.

f : cellules folliculaires ; me : figure de prophase de méiose ; nu : nucléole ; ocy : ovocyte ; ovg : ovogonie ; pp : paroi plissée ; v : vitellus acidophile ; vg : vésicule germinative, noyau des ovocytes I.

stade I et deuxième phase du stade II (fig. 17 D et E, fig. 18 C et D). Cette différence dans l'évolution de l'appareil génital externe vient de ce que la femelle 13/11 h est restée un mois sans muer ; cette perturbation du métabolisme de la mue ne paraît pas avoir inhibé les modifications de l'appareil génital interne qui a évolué un peu plus rapidement même que celui de 13/11 b. Les ovaires plats et vides n'existent plus au niveau des sixième et septième péréionites chez 13/11 h ; leur paroi conjonctive légèrement plissée se continue par un oviducte doublé d'un épithélium interne dégénéré à noyaux ponctiformes. A l'intérieur de ces « sacs ovariens », sont surtout présents des ovocytes de 10 μ de diamètre (quelques-uns de 50 μ) à structure cytologique très altéré. Les *glandes sternales* sont *normales* (fig. 17 E).

De plus, chez 13/11 h, des groupes de petites cellules légèrement basophiles sont plaqués à l'intérieur de l'ovaire (fig. 17 D), et leur noyau de 3 à 5 μ de diamètre montre une chromatine abondante : leur place et leur structure caractérisent des *chaînettes de cellules androgènes*.

Femelles 5/6 d, quatre vingt-dix jours après la greffe, aspect de mâle adulte de taille réduite. Tous ses appendices et le sternite V entier ont été prélevés et montés si bien que les organes internes sont déplacés et traumatisés. L'observation des coupes permet toutefois d'affirmer les faits suivants :

Comme dans les derniers cas précédemment étudiés, les deux ovaires sont vides et plats, avec une paroi finement plissée et des amas cytoplasmiques qui n'ont plus de caractéristiques cellulaires ; les oviductes arrachés au niveau du cinquième sternite montrent seulement un épithélium très dégénéré à noyaux ponctiformes.

— *Action sur les femelles non masculinisées extérieurement* (fig. 17 F). — Deux femelles, 28/11 d et 27/11 d, fixées trente-deux jours et quarante-deux jours après la greffe, ont effectué chacune trois mues post-opératoires et présentent une évolution de l'appareil génital externe extrêmement intéressante.

La forme inchangée des pléopodes 2 et l'absence persistante des pléopodes 1 conduit à penser que les greffons n'ont pas survécu chez ces opérées. Or, les greffons sont vivants.

Les ovaires de ces deux femelles présentent une très réelle réduction en volume et les manifestations d'une activité décroissante : leur paroi conjonctive est plissée comme chez les femelles masculinisées, mais présente encore des noyaux identifiables ; elle

se continue par deux oviductes tapissés d'un épithélium à noyaux ponctiformes, sauf dans la région voisine de l'ovaire où il est encore prismatique. A l'intérieur de ce « sac ovarien », les ovocytes sont alignés en largeur par groupes de deux, trois ou quatre et leurs diamètres sont de 50 à 100 μ au maximum (deux lignées d'ovocytes avec réserve) ; mais les ovocytes, de 7 à 8 μ de diamètre, ne présentent pas de figures de méiose. Les cellules folliculaires entourent toujours les ovocytes, mais leurs structures nucléaires ne permettent pas de les rapprocher du type A ou du type B. Autrement dit, l'action des greffons se fait sentir sur les éléments de la lignée germinale et les éléments endocriniens, mais avec un certain retard par rapport aux femelles masculinisées extérieurement.

c) *Comparaison avec l'état des appareils génitaux des différents témoins.*

— *Témoins véritables en période de repos sexuel (fig. 18 F).*

Deux de ces femelles sont étudiées histologiquement deux mois et demi après leur mise en élevage. Au moment de la fixation, leurs oostégites avaient la taille minimale normale de l'adulte et l'extrémité ogivale (*o. n. f. R. S.*). Leurs ovaires s'étendent du deuxième au septième sternite ; ils sont entourés d'une paroi conjonctive ; l'oviducte présente une lumière réduite caractéristique du repos sexuel et un épithélium prismatique. Le diamètre des plus gros ovocytes atteint 50 μ ; les cellules folliculaires sont en majorité du type B. Les ovogonies ne présentent pas de mitose, ni les jeunes ovocytes, de prophase de méiotes, mais aucune cellule de la lignée germinale n'offre d'indice de dégénérescence cytoplasmique ou nucléaire ; seul le volume général de l'ovaire est inférieur en largeur, car les ovocytes sont moins nombreux et les pontes moins abondantes chez les Aselles élevés à 18° que chez les exemplaires vivant à une température plus basse.

— *Témoins véritables en période d'activité sexuelle (fig. 18 G).*

Ces femelles ont formé des poches marsupiales et ont pondu ; il serait totalement dépourvu d'intérêt de comparer les ovaires dilatés de ces exemplaires pendant la dernière phase de la vitellogénèse à ceux des opérées qui n'élaborent plus de réserves, ni de nouvelles lignées germinales. En revanche, l'état des ovaires de ces témoins prélevés après la ponte, présente certaines similitudes avec ceux des femelles masculinisées : le volume extrêmement réduit et l'aspect de sac ovarien partiellement vidé avec une paroi

conjonctive finement plissée. Mais une grosse différence apparaît : chez les témoins, la zone germinative contient de nombreuses ovogonies de 4 ou 5 μ de diamètre sur son bord externe

— *Témoins prélevés directement dans la nature : exemplaires à caractères sexuels externes femelles semblables à ceux des femelles masculinisées.*

L'ovaire des femelles normales à oostégites du type *o. n. f. A. S.* offre des caractéristiques suivantes : une paroi lisse à noyaux apparents et oviductes à épithélium prismatique haut, de gros ovocytes de 70 à 80 μ de diamètre dont le cytoplasme contient de nombreuses inclusions acidophiles, des ovogonies nombreuses sur le bord externe de la zone germinative et jeunes ovocytes de son côté interne, des cellules folliculaires du type A moins nombreuses que celles du type B. Bien que les caractères sexuels externes permanents soient semblables, les ovaires de ces femelles n'ont absolument rien de semblable à ceux des femelles masculinisées.

— *Femelles castrées par les rayons X.*

Les ovaires des femelles véritablement castrées par de fortes doses de rayons ionisants de 6 000 à 10 000 roentgen, offrent un aspect assez voisin de ceux des femelles masculinisées. Réduction légère en longueur, aspect général de « sac ovarien » partiellement vide avec une paroi conjonctive finement plissée et sans structure nucléaire visible, ovocytes nécrosés, zone germinative atrophiée, cellules folliculaires, rares et dégénérées : mais leurs glandes sternales sont anormalement réduites, alors que chez les femelles masculinisées elles ne sont pas atrophiées.

d) *Processus d'action des greffons androgènes sur l'appareil génital des femelles en voie de masculinisation.*

La dégénérescence ovarienne se manifeste, d'une part, par la suppression des divisions cellulaires : diminution du nombre des ovogonies, perturbation des prophases de méiose dans les ovocytes, diminution du nombre des cellules folliculaires du type A d'abord, qui caractérise le début de l'évolution des cellules folliculaires ; elle se manifeste, d'autre part, par la lyse du cytoplasme des gros ovocytes. Contrairement aux ovaires, les glandes sternales ne sont pas atteintes.

La dégénérescence ovarienne n'est pas exactement parallèle au degré de masculinisation externe. Les femelles 14/6 a (fig. 18 E)

TABLEAU XX

Morphologie sexuelle externe et interne des femelles
après les greffes de tissu androgène

Etat des femelles au début de l'expérience		Morphologie sexuelle externe après la dernière mue post-opér.				Anatomie microscopique de l'appareil génital interne des opérés						
Nom et date	Long. (mm)	Type de greffe	Durée en jours de la greffe	Degré de masculi- nisation	Etat des oostégites	Durée en jours de la greffe à la fixation	Ovaire : Forme générale	Oviductes	Paroi ovarienne	Zone germinative Ovogenies	Ovocytes (diamètre en μ)	Cellules : folliculaires
T1 Nature non reproduction	7	-	-	-	o.n.f. R.S.	-	normale	ép. : prismatique	lisse	nombreuses	70-80 inclusions acidophiles	A et B
T2 Nature 2 jours après ponte	8	-	-	-	o.f.	-	plate	ép. : prismatique	plissée	nombreuses	10-20	A
T3 Véritable non reproduction	5,5	-	62 en élevage	-	o.n.f. R.S.	81	taille légèrement inférieure	dilatés ép.	lisse	moins	50	A et B
27/11 i	5,7	6 ut.	-	-	o.n.f. R.S.	3	normale	ép. : prismatique	lisse	mitoses : ovogoniales	100-150 inclusions acidophiles	A et B
19/11 b	8	6 ut. : G.A.	-	-	o.n.f. A.S.	10	normale	ép. : prismatique	lisse	plus : démitose	100-150 inclusions acidophiles	A et B
27/11 c	5,5	2 c.d. : G.A.a. : post.	20	St. II ph. 1	o.n.f. R.S.	31	taille inférieure normale	ép. cubique	lisse	indiffé- : renciées	rare : 40-90 inclusions acidophiles	A et B peu nombreuses
21/11 e	8	2 c.d. : G.A.p.	21	St. I ph. 3	o.n.f. R.S.	32	"sac ovarien" : assez vide	ép. cubique	lisse	indiffé- : renciées	40-50 agglomérés	A et B peu nombreuses
28/11 d	7,5	2 c.d. : G.A.p.	23	-	o.n.f. R.S.	36	taille inférieure normale	ép. cubique	légèrement : plissée	quelques : ovogonies	50	atypique
14/6 a	7	2 c.d. : G.A.p.	21	St. I ph. 3	o.n.f. A.S.	40	"sac ovarien" : presque vide	ép. aplatis	plissée	-	rare : 80 1re lignée : 10 2e lignée	B surtout peu typique
22/9 e	5,5	6 ut. : G.A.a.	36	St. I ph. 3	o.n.f. A.S.	41	"sac ovarien" : presque vide	ép. aplatis	plissée	-	rare : 10	atypique
27/11 d	7	6 ut. : G.A.a.	25	-	-	42	"sac ovarien" : presque vide	ép. cubique	plissée	quelques : ovogonies	assez : nombreux : 25-50	assez : nombreuses : atypique
13/11 b	5	2 c.d. : G.A.p.	37	St. II ph. 2	o.n.f. juv.	55	plate	ép. : dégénéré	plissée	-	rare : 50 : 10	rare
13/11 h	5,5	6 ut. : G.A.a.	17	St. I ph. 2	o.n.f. R.S.	56	raccourcie : postérieur plate	ép. : dégénéré	très plissée : cellules androgènes	-	50 : 10	rare
5/6 d	5,5	2 c.d. : G.A.p.	75	♂	o.n.f. A.S.	90	raccourcie plate	enlevés avec le sternite	très plissée	-	-	-

A, B = types de cellules folliculaires (1ère partie); c.d. = canal déférent; ép. = épithélium; G.A.a. = glande androgène antérieure; G.A.p. = glande androgène postérieure; Long. = longueur du corps; ph. = phase de masculinisation; St. = stade de masculinisation; T = témoin; ut. = utricule testiculaire

et 22/9 e (fig. 17 C) ont des ovaires plus réduits que 12/11 b et 13/11 h (fig. 17 D et E, fig. 18 D) et sont moins masculinisées extérieurement.

Chez les femelles les plus masculinisées, des cellules androgènes apparaissent à la surface des ovaires. Mais la lignée germinale n'évolue pas dans le sens mâle et, dans aucun cas, ne sont apparus d'utricles testiculaires, ni de vésicules séminales.

IV. — INTERPRETATION DES RESULTATS : LE DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS MALES ET FEMELLES

Quelles sont les relations entre les hormones mâles et femelles présentes à la fois dans l'organisme des Aselles femelles en voie de masculinisation et l'évolution des caractères sexuels mâles et femelles ?

1) CARACTÈRES SEXUELS MALES.

a) *Les caractères sexuels mâles sont déterminés par l'action androgène.*

Vingt-et-une femelles se sont plus ou moins masculinisées sur les trente-cinq qui ont reçu un greffon mâle et ont assez mué pour apporter des résultats.

b) *L'action androgène sur les caractères sexuels est directe, c'est-à-dire sans l'intervention intermédiaire des gonades mâles sur les caractères sexuels (sept femelles masculinisées extérieurement étudiées du point de vue histologique). Ce déterminisme direct n'exclut évidemment pas l'action d'autres glandes endocrines, comme la glande de mue, par exemple.*

c) Ce déterminisme concerne les caractères mâles externes, mais par les gonies, ni les tractus génitaux. Même si le changement de sexe des gonades devait apparaître longtemps après la masculinisation externe, ce processus serait *contraire au mode de formation des différents appareils sexuels chez les jeunes mâles* : en effet, le sexe des gonades est identifiable par sa place dans le péréion dès la naissance ou à la première mue (7 p. p., animaux de 1 mm) et l'appareil génital externe est formé chez des exemplaires de 3 ou 3,5 mm. Ce fait prouve que *le sexe des gonies de l'Aselle est plus*

ou moins « stabilisé » chez les femelles pubères, mêmes jeunes (5 mm), qu'il n'est plus aussi sensible à l'action de l'hormone androgène que chez le jeune Aselle ou *qu'une substance autre que l'hormone androgène agit lors de la détermination du sexe des gonies de l'Aselle, à l'état embryonnaire.*

2) CARACTÈRES SEXUELS FEMELLES.

- a) *Le facteur androgène anihile les caractères sexuels temporaires liés à la ponte et l'incubation.*

Sur dix-neuf femelles opérées en période de reproduction, quatre femelles seulement, 9/5 a, 5/6 d, 12/1 a, 12/1 d, ont effectué une dernière mue parturielle et ont pondu plus de dix jours après la greffe, alors que toutes les autres opérées ont fait des mues normales provoquées par l'action du greffon. Celles qui ont été opérées au début de la période de repos sexuel n'ont pas reformé de marsupium en hiver. Cette inhibition est due à la dégénérescence des ovaires comme le montreront les résultats des expériences de castrations des femelles :

Deux de ces quatre exemplaires 12/1 a, 12/1 d effectuaient leur première mue parturielle et ponte de la saison. La troisième, 5/6 d, est une des plus jeunes femelles en expérience (5 mm) en début de maturité sexuelle. Il semble que le facteur d'incubation soit plus actif au début de la période de reproduction chez ces Isopodes. De plus, une autre femelle 27/2 e, toujours en début de reproduction, un mois après la greffe, a donné naissance à un seul des caractères liés à l'incubation : la palette chargée de soies plumeuses qui s'articule au niveau de l'épipodite des maxillipèdes ; ce caractère apparaît avec un seuil d'hormone moindre que celui qui provoque l'apparition des oostégites fonctionnels (quatrième partie). Nous avons considéré un peu ce cas comme un quatrième exemplaire illustrant le fait que *le facteur induisant les caractères sexuels temporaires liés à l'incubation est plus actif au début de la période de reproduction.*

- b) *Les caractères sexuels permanents des femelles sont indépendants de l'action androgène.*

Au cours des mues normales successives, les femelles en voie de masculinisation conservent les oostégites non fonctionnels et pas sous leur forme la plus réduite. Le plus bel exemple est celui de la femelle 5/6 d, complètement masculinisée extérieurement, qui, à la dernière mue post-opératoire, quatre vingt-dix jours après la

greffe, a formé des péréiopodes I et IV mâles, portant, au niveau des coxas, des oostégites de taille moyenne à bord libre rectangulaire du type *o. n. f. A. S.* (fig. 16, p. 105).

Il faut souligner le parallélisme entre la persistance des oostégites permanents et celles des glandes sternales. Les résultats des expériences exposés dans la quatrième partie confirment ce parallélisme.

3) EXPLICATIONS DES CAS D'ABSENCE DE MASCULINISATION.

Il s'agit de dix femelles qui ne sont pas masculinisées, mais ont présenté une activité sexuelle réduite, sans reproduction, prouvant une action positive des greffons ; ces cas se présentent indifféremment en début ou en fin de la période de reproduction.

Numéro et date des greffes	Type de greffe	Durée en jours de la greffe à la mort
12/1 a	A. T.	52
12/1 i	A. T.	47
6/6 b	A. T.	42
1/4 a	A. T.	36
1/4 b	A. T.	35
13/11 f	A. T.	32
27/11 d	A. T.	42
27/2 e	A. D.	30
18/6 c	A. D.	33
9/6 a	1 tractus entier	66

(AT : greffe de glande androgène et testicule.

AD : greffe de glande androgène et canal déférent).

a) *L'inhibition de la fonction reproductrice serait induite par un taux d'hormone inférieur à celui qui donne naissance aux caractères mâles.* Le tissu androgène n'étant pas réparti également le long des tractus mâles (BALESDENT-MARQUET, 1960) ne serait pas abondant dans certains greffons et ne parviendrait pas à provoquer la masculinisation. Cette hypothèse n'est pas valable, car trois femelles (12/1 d, 9/6 a, 5/6 d) ont fait une mue parturienne et ont pondu en commençant à modifier leurs pléopodes dans le sens mâle.

b) Les différences de réactions des territoires « compétents » des femelles pourraient aller jusqu'à l'absence de réponse au facteur androgène. En effet, la femelle 22/3 a a formé des péréiopodes I et

IV de forme mâle sans présenter la moindre modification au niveau des pléopodes, comme si la région des pléopodes était incapable de répondre à l'hormone androgène.

c) Il existerait dans les tractus génitaux mâles des *éléments inhibiteurs du développement ovarien, indépendamment de l'action androgène*. En effet, toutes les femelles ayant reçu un greffon mâle ont cessé de se reproduire ; et dans tous les greffons, on observe facilement les grosses cellules basophiles du tissu pariétal des testicules ou celles des vésicules séminales (les petites cellules androgènes sont plus difficiles à identifier au mieux du conjonctif qui entoure le greffon). On pourrait attribuer aux cellules androgènes un rôle strictement masculinisant et aux grosses cellules basophiles de l'appareil génital mâle un rôle inhibiteur des ovaires.

V. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Des expériences de masculinisation de femelles de Crustacés par greffes de testicules ou de glandes androgènes n'ont été réalisées jusqu'ici avec succès que chez un Amphipode *Orchestia gammarella* et plusieurs Isopodes. Chez les Décapodes, des travaux du même ordre n'ont actuellement donné de résultats positifs que chez le *Natantia* à hermaphrodisme protérandrique *Lysmata seticaudata* Risso. La comparaison des résultats des greffes de glandes androgènes obtenus chez *Asellus aquaticus*, avec ceux qui sont déduits d'expériences similaires n'est faite ici qu'avec les espèces gonochoriques, c'est-à-dire un Amphipode et cinq espèces d'Isopodes. Les greffes de glandes androgènes à des représentants des Crustacés à hermaphrodisme protérandrique conduisent toutes à prolonger la phase mâle ou à la faire réapparaître peu après le passage à la phase femelle (*Lysmata seticaudata* Risso, CHARNIAUX-COTTON, 1960 b, 1961 a ; *Anilocra Physodes* L., LEGRAND et JUHAULT, 1961 b).

A. — Comparaison avec les expériences réalisées chez l'Amphipode *Orchestia gammarella* Pallas.

C'est en 1954 que H. CHARNIAUX-COTTON découvre la glande androgène chez ce Crustacé et étudie son action ; les expériences (1957 c) portent sur trente et une femelles adultes, quinze femelles impubères, cinq femelles ovariectomisées ; la masculinisation par greffe de glandes androgènes apparaît respectivement chez vingt-

sept femelles adultes, quinze impubères avec un peu de retard par rapport aux adultes et chez les cinq ovariectomisées. Les travaux postérieurs amplifient tous ces résultats.

1) COMPARAISON DU MATÉRIEL ANIMAL.

Je signalerai sans insister les différences anatomiques entre Amphipodes et Isopodes : l'appareil génital interne des Amphipodes est simple, linéaire, alors que celui de la plupart des Isopodes possède trois utricules testiculaires ; l'appareil génital externe des *Orchestia* mâles comprend deux pénis qui font suite aux canaux déférents, tandis que les Aselles possèdent en plus des deux papilles génitales qui sont les homologues morphologiques des pénis, des pléopodes I et II différenciés en vésicules spermatiques et organes copulateurs ; enfin, les variants sexuels n'apparaissent pas aux niveaux des mêmes périopodes. Les caractères sexuels périodiques femelles liés à l'incubation se manifestent chez *Orchestia* par de grandes soies ovigères bordant les oostégites et chez *Asellus* par la taille maximum des oostégites eux-mêmes ; aucune variation des caractères femelles permanents n'est signalé chez les Amphipodes.

D'un point de vue physiologique, il serait vain de comparer les résultats en fonction des mues post-opératoires chez deux Crustacés, dont les périodes d'intermue diffèrent (vingt-cinq jours chez les *Orchestia*, et huit à quinze jours suivant l'âge chez les Aselles, à une température voisine de 18°). De plus, les cycles ovariens de l'Aselle pendant les saisons de reproduction s'étalent sur deux périodes d'intermue consécutives et chez les *Orchestia* sur une seule ; enfin, aux températures d'élevage de 18 ou 20°, *Orchestia gamma-rella* se reproduit toute l'année et *Asellus aquaticus* conserve des saisons de reproduction.

2) COMPARAISON DES RÉSULTATS.

a) Résultats semblables.

Les points communs les plus importants sont les suivants :

- apparition des caractères sexuels externes mâles chez les femelles sous l'influence hormonale du greffon androgène ;
- indépendance du développement des caractères sexuels externes mâles vis-à-vis de la transformation des ovogonies en spermatogonies et du déroulement de la spermatogénèse ;

- inhibition des caractères sexuels externes femelles liés à l'incubation et régression progressive de l'activité ovarienne ;
- persistance des caractères sexuels permanents (oostégites) des femelles masculinisées.

b) *Résultats différents.*

— *Absence de spermatogénèse chez les femelles d'Aselles en voie de masculinisation externe.* Les ovaires d'*Orchestia gammarella* évoluent en ovotestis, donnant naissance à une spermatogénèse intense avant que ne disparaissent les ovocytes et un canal déférent se forme, non fonctionnel, car sans relation avec les gonades. Aucune femelle d'Aselle, même masculinisée tout à fait extérieurement, ne présente les différents stades de la spermatogénèse et aucun canal déférent n'est formé.

— *Apparition des caractères et variants sexuels mâles dans un ordre différent.* Ceci est moins important. Signalons toutefois que les caractères sexuels externes mâles apparaissent beaucoup plus précocément chez l'Aselle (première ou deuxième mue post-opératoire, neuf jours minimum après la greffe), mais les modifications sexuelles des pléopodes I et II n'ont pas d'équivalent chez les Amphipodes. En ce qui concerne la formation des pénis ou des papilles génitales qui sont des homologues morphologiques, notons que chez les *Orchestia*, les pénis naissent lorsque les variants sexuels ont évolué et quand les canaux déférents sont formés ; chez les Aselles, au contraire, les papilles génitales apparaissent avant les modifications des variants sexuels (dans vingt cas sur vingt et un) et en l'absence de canaux déférents.

— *Le déterminisme non ovarien des caractères femelles permanents.* La persistance des oostégites non fonctionnels des Aselles (et pas sous leur forme la plus réduite) chez toutes les femelles masculinisées et dont les ovaires sont tout à fait dégénérés, prouve que le déterminisme des caractères sexuels permanents des femelles est absolument indépendant de l'hormone androgène et de l'hormone ovarienne. Chez *Orchestia*, le déterminisme des oostégites est ovarien : des oostégites naissent après greffe d'ovaire de jeune femelle à des mâles privés de glandes androgènes (1955 - 1958 b) et après implantation d'un testicule de *Talitrus saltator* (qui s'inverse en ovaire), chez des *Orchestia* mâles privés de leur appareil génital mâle (1963). Ces faits sont à l'origine de la théorie de l'autodifférenciation ovarienne. Pourtant, des oostégites naissent aussi chez des mâles d'*Orchestia gammarella* normaux, privés de leurs glandes

androgènes, après greffe de glandes androgènes de mâles de la même espèce, appartenant à des lignées de mâles porteurs d'oostégites (1957 a).

B. — Comparaison avec les expériences effectuées chez les Isopodes.

1) HISTORIQUE.

Il y a deux catégories d'expériences : des greffes d'utricules testiculaires avant la mise en évidence de la glande androgène chez les Isopodes et ensuite des greffes de glandes androgènes identifiées et tissus voisins. Nous trouvons ainsi chronologiquement ces travaux : greffes testiculaires sur les Oniscoïdes *Oniscus asellus* Latr. (1953), par DE LATTIN et GROSS (sept cas positifs sur treize), *Porcellio dilatatus* Brandt et *Armadillidium vulgare* Latr., par J. J. LEGRAND, de 1955 à 1958 (quarante-huit cas positifs sur quatre-vingts), avec une étude de l'action du tissu sertolien sur les caractères sexuels externes et les gonades (1954 b et c, 1955 a, 1956 a) ; mise en évidence expérimentale d'une glande androgène chez l'Aselotte *Asellus aquaticus* L. à l'extrémité distale de la vésicule séminale et à la base des utricules testiculaires (M. L. BALESDENT-MARQUET, 1958 et 1960) (vingt et une masculinisations sur trente-cinq cas) ; nouvelles interprétations des expériences de greffes testiculaires chez les Oniscoïdes, par LEGRAND, et mise en évidence de tissu androgène au niveau des filaments suspenseurs des testicules (1958 c) ; greffes de glandes androgènes identifiées le long de la vésicule séminale sur le Flabellifère *Sphaeroma serratum* Fabr., par LEGRAND et JUCHAULT, 1960 b (quatre cas positifs sur quatre) et *Helleria brevicornis* Ebner. (id., 1960 c) ; implantations d'utricules testiculaires avec filaments suspenseurs androgènes chez une centaine de femelles de *Porcellio laevis* Latr. avec masculinisation externe, par PATANE et DE LUCA (1961). Le Japonais KATAKURA (1959, 1960, 1961) reprend les expériences de greffes de glandes androgènes (filaments suspenseurs) chez *Armadillidium vulgare* Latr. et obtient : soixante-dix masculinisations externes de femelles après implantations de trois glandes, dix-sept masculinisations externes de femelles ovariectomisées (sur vingt et une), formation de testicules en un mois et de spermatozoïdes chez des femelles, masculinisation des femelles après greffe de filaments suspenseurs (androgènes) ayant subi une dessiccation ; donc les réactions positives des femelles de ces *Armadillidium vulgare* japonais, sont bien plus rapides que celles des représentants français de la même espèce. Depuis JUCHAULT et

LEGRAND (1964 a) ont obtenu un changement de sexe des gonies en opérant sur des femelles jeunes.

2) COMPARAISON DU MATÉRIEL ANIMAL.

Les appareils génitaux internes des Oniscoïdes, Flabellifères et Asellottes se ressemblent anatomiquement et histologiquement, mais la place des glandes androgènes le long des tractus est variable. Les gonades des Oniscoïdes présentent fréquemment une structure d'intersexués et les caractères externes aussi. LEGRAND en décrit différentes formes (1946, 1948) et écrit (1956 b, p. 688) : « les individus intersexués que l'on rencontre fréquemment chez les Oniscoïdes... ». Chez les *Sphaeroma serratum* Fabr. des environs de Roscoff, N. PIGEULT (1957) signale 5 à 6 % d'intersexués. Chez *Asellus aquaticus*, les intersexués sont l'exception : un sur les milliers d'exemplaires locaux observés, aucune gonade intersexuée sur les centaines de mâles et femelles disséqués.

Du point de vue des caractères sexuels externes, le dimorphisme est très accusé chez les Aselles au niveau des pléopodes I et II et les Oniscoïdes ne possèdent pas d'oostégites permanents, mais seulement des oostégites fonctionnels temporaires, liés à l'incubation, qui apparaissent en général lors de chaque mue en période de reproduction et disparaissent lors du repos sexuel.

3) COMPARAISON DES RÉSULTATS.

a) Résultats semblables.

— Prédominance de l'hormone androgène sur le facteur induisant la formation des caractères sexuels liés à la ponte et l'incubation, à plus ou moins longue échéance.

— Ressemblance des processus de masculinisation des caractères externes, commençant par les pléopodes et ensuite par les péréopodes comme chez les jeunes mâles.

b) Résultats différents.

Les différences résident essentiellement dans le changement de sexe des gonades : les ovaires des femelles d'*Armadillidium vulgare* de KATAKURA évoluent rapidement en testicules ; mais cela ne se produit pas chez les *Armadillidium vulgare* de LEGRAND, ni chez l'Aselle. Quant aux femelles de *Porcellio laevis* et *Helleria brevicornis*, elles doivent être opérées jeunes pour que les gonades

évoluent. Il est certain que, même chez les représentants d'une même espèce, existent les lignées sexuellement différentes et dont le sexe des gonies est « stabilisé » chez l'adulte plus ou moins tôt.

c) *Résultat nouveau.*

C'est l'indépendance des caractères sexuels permanents des femelles vis-à-vis de l'hormone androgène, avec la persistance des oostégites non fonctionnels chez les Aselles femelles masculinisées et pas sous leur forme la plus réduite : les Oniscoïdes ne possédant pas d'oostégites permanents ne peuvent apporter de précisions à ce sujet.

C. — **Conclusion.**

Les expériences de greffes de différentes régions de l'appareil génital de mâles d'*Asellus aquaticus* aux femelles apportent les précisions suivantes :

— Une glande androgène existe, répartie en plusieurs amas, contre le canal déférent postérieur dans le septième péréionite, le long de la vésicule séminale et contre les utricules testiculaires.

— L'hormone androgène exerce un rôle directement inducteur des caractères sexuels externes mâles, mais pas simultanément du sexe des gonades, et un rôle inhibiteur des ovaires et des caractères sexuels périodiques liés à la ponte et l'incubation. Elle est *sans action sur les glandes génitales sternales, ni sur les caractères sexuels permanents des femelles* ; ce fait est mis pour la première fois en évidence chez les Crustacés.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE et PHYSIOLOGIE DE LA GLANDE ANDROGENE D'ASELLUS AQUATICUS

Depuis la découverte de la glande androgène par H. CHARNIAUX-COTTON (1954) chez *Orchestia gammarella*, de nombreux endocrinologistes ont cherché cet organe chez différents représentants des Crustacés, avec preuves expérimentales à l'appui ou non. Chez l'Aselle aquatique, cette glande, peu développée et dispersée, n'aurait pas été qualifiée d'androgène sans preuves de son action. Lors des expériences de greffes précédemment décrites, les tissus voisins de la glande, testicules ou canaux déférents, ont été implantés en même temps qu'elle et c'est par analogie avec les cellules androgènes, décrites chez *Orchestia gammarella*, que celles de l'Aselle, ont été identifiées. Avant de décrire la glande androgène de l'Aselle, je résumerai les caractéristiques des différentes glandes androgènes ou supposées telles actuellement décrites.

A. — Glandes androgènes actuellement décrites.

Cet organe n'est identifié, jusqu'ici, que chez les Crustacés Malacostracés. Les différents exemples connus ne seront pas étudiés dans l'ordre systématique, je commencerai par les Amphipodes, ordre de référence, et je finirai par les Isopodes chez qui cette glande est fort polymorphe.

1) PERACARIDES.

a) *Amphipodes*.

Voici résumées les caractéristiques morphologiques données par H. CHARNIAUX-COTTON (1954 b, 1957 b et c), pour *Orchestia gammarella* Pallas : cellules à noyaux arrondis de 7 à 8 μ de diamètre, à nucléole apparent, avec cytoplasme peu abondant ; elles sont groupées en cordons d'une trentaine de microns de large et dont l'ensemble forme des amas plus ou moins coniques au niveau du septième péréionite contre le bord sterno-externe de chaque canal déférent et aussi plus antérieurement ; une fine membrane conjonctive entoure chaque amas. L'auteur a retrouvé des glandes analogues chez *O. mediterranea* A. Costa, *Gammarus marinus* Leach, *G. pulex* L. (1957 b). Nous avons constaté avec A. VEILLET (1958 b), chez les mâles, des espèces *Orchestia cavimana* Heller, *O. montagui* Andouin, et *O. mediterranea*, dont la gonade porte régulièrement une ampoule ovarienne, que cette glande est beaucoup moins développée que chez les représentants de l'espèce franchement gonochorique *gammarella*. R. HUSSON et F. GRAF (1961 a et b) ont montré que la glande des formes hypogées *Niphargus virei* Chevreux et *N. aquilex aquilex* Schiödte reflète une activité moindre que celle de la forme épigée la plus voisine *Gammarus pulex pulex* L.

Le développement de la glande et de l'ensemble de l'appareil génital mâle est étudié en fonction du développement des caractères sexuels externes : VEILLET et GRAF (1958), GRAF (1958) sur *Orchestia cavimana* et H. CHARNIAUX-COTTON (1959 a) sur *Orchestia gammarella* et *O. mediterranea*. Chez les deux espèces à gonades intersexuées, *cavimana* et *mediterranea*, l'ovaire initial régresse parallèlement au développement de la glande androgène et du testicule.

b) *Mysidacés*.

Chez *Paramysis nouveli* Labat (MEUSY, 1963), la glande est comparable à celle d'*Orchestia gammarella*.

c) *Cumacés*.

Chez *Eocuma dollfusi* Calman (MEUSY, 1963), la glande ressemble aussi à celle d'*Orchestia*, mais s'étend plus vers l'extrémité du canal déférent.

d) *Tanaïdacés*.

Chez *Apseudes Latreilli* Milne Edwards (LEGRAND et JUHAULT, 1961 c), elle est formée de nombreux amas le long du tractus génital et les noyaux de ses cellules sont très petits (2 à 4 μ).

2) PHYLLOCARIDES.

La seule étude cytochimique de la glande androgène est celle de J. DUVEAU (1957) sur le Leptostracé *Nebalia Geoffroyi* adulte et à différents stades du développement. La glande, placée aussi dans la région postérieure des canaux déférents, est formée de cordons plus épais. L'auteur souligne le polymorphisme nucléaire (tailles de 3 à 4 μ , 5 à 6 μ et 10 μ) et les différentes affinités tinctoriales caractérisant une action sécrétrice interne.

3) HOPLOCARIDES.

H. CHARNIAUX-COTTON (1960 a) décrit chez le Stomatopode *Squilla mantis* Latreille une glande qui garde sensiblement la même position dans le dernier péréionite, mais séparée du canal et formée de nombreux massifs syncytiaux à noyaux de 7 à 8 μ de diamètre.

4) EUCARIDES DÉCAPODES.

H. CHARNIAUX-COTTON l'a décrite, pour la première fois chez les Décapodes (1956 b), chez un Crabe et un Pagure. Pour l'ensemble des Décapodes actuellement étudiés de ce point de vue, la glande présente une position anatomique assez constante entre les muscles du coxo-podite de la dernière patte thoracique, et plus ou moins adjacente au canal déférent. L'épaisseur des cordons varie, mais les noyaux gardent une taille voisine de 6 - 7 à 8 - 9 μ de diamètre.

Nantantia :

Chez *Leander serratus*, H. CHARNIAUX-COTTON (1958 a) décrit une glande formée de massifs anastomosés ; la structure est assez voisine chez la Caridine *Athyaephyra demaresti* Millet (C. ROLAND, 1961). Chez *Lysmata seticandata* Risso, crevette à hermaphrodisme protérandrique, la disparition de la glande est parallèle à la dégénérescence de la gonade et des canaux mâles, et au développement de l'ovaire (H. CHARNIAUX-COTTON, 1958 a ; A. VEILLET, 1958 a). *Lysmata* est le seul Décapode sur lequel des expériences de greffe glandes androgènes aient été réalisées avec succès ; M^m CHARNIAUX

(1959 b et c) a fait réapparaître la phase mâle d'individus femelles et a mis en évidence le type de fonctionnement holocrine de cette glande endocrine (1960 b, 1061 a). CARLISLE (1959) a identifié chez la crevette à hermaphrodisme protandre *Pandalus borealis* Kröyer, une glande androgène constituée par deux formations d'aspect différent, amas principal adjacent au canal déférent et un renflement interne de la paroi même du canal déférent.

Reptantia :

H. CHARNIAUX-COTTON a retrouvé sensiblement les caractéristiques cytologiques de la glande androgène des Talitres chez les Macroures *Homarus vulgaris*, *Nephrops norvegicus* (1958 a), chez l'Anomoure *Clibanarius misanthropus* Risso (1956 b), chez les Brachyours *Carcinus maenas* L. (1956 b) et *Maia squinado* (1958 a).

D'un point de vue physiologique, N. DEMEUSY et A. VEILLET (1958), puis N. DEMEUSY (1960) montrent que chez *Carcinus maenas* l'ablation des pédoncules oculaires entraîne l'hypertrophie de la glande et également du canal déférent, et sur les témoins, N. DEMEUSY étudie le développement de la glande. Dès 1958, également, A. VEILLET pose le problème des relations entre l'action féminisante du Rhizocéphale *Sacculina carcini* Thomson, parasite de *Carcinus maenas* L. et l'action masculinisante de la glande androgène ; peu après, en collaboration avec F. GRAF (1959), il étudie la dégénérescence de la glande androgène chez cinq espèces de Brachyours et deux espèces d'Anamoures parasités par des Rhizocéphales et montre que l'action féminisante du parasite n'est pas uniquement due à la dégénérescence de la glande.

5) PERACARIDES ISOPODES.

Chez *Asellus aquaticus* (1958), une glande androgène, peu développée, est formée de plusieurs cordons : au niveau du septième péréonite entre le canal déférent et les muscles du coxopodite, assez rarement le long de la vésicule séminale et presque toujours contre les utricules testiculaires. Les cellules possèdent des noyaux subsphériques, de diamètre variable, 2 à 3 μ , 7 à 8 μ et 10 μ , les plus petits étant plus chromophiles.

Depuis, une glande androgène a été retrouvée avec preuves expérimentales à l'appui chez des représentants de différents sous-ordres : J. J. LEGRAND (1958 c) chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt et *Armadillidium vulgare* Latr. dans les filaments suspenseurs testiculaires (noyaux de 3,5 à 5 μ , 9 à 12 μ et même 15 à 20 μ , de diamètre) ; KATAKURA (1959, 60, 61) sur *Armadillidium vulgare*

aussi trouve six glandes androgènes, une à l'extrémité de chaque utricule testiculaire (noyaux de 5 à 12 μ de diamètre et chromatine en fines granulations, PATANE et DE LUCAS (1961) également chez *Porcellio loevis* Latr.

En collaboration avec P. JUHAULT, LEGRAND identifie des glandes androgènes chez les Flabellifères *Sphaeroma serratum* Fabr. (1960 b) au niveau des cinquième et sixième péréionites, avec noyaux de 5 à 6 μ de diamètre, *Sphaeroma rugicauda* Leach (1961 c) au niveau des cinquième, sixième et septième péréionites, chez l'Oniscoïde *Helleria brevicornis* Ebner (1960 c) dans les cinquième et septième péréionite avec noyaux de 5 à 6 μ et chez le Flabellifère *Anilocra Physodes* L. au niveau du premier coude du canal déférent (1961 b).

D'autres publications signalent des glandes androgènes d'Iso-podes sans preuves expérimentales : LEGRAND et JUHAULT notent la place, les dimensions et la taille moyenne des noyaux des glandes androgènes de vingt-huit espèces d'Oniscoïdes (1960 a), cette place variant du septième péréionite à l'extrémité des filaments suspenseurs des testicules et le diamètre nucléaire allant de 2 à 30 μ ; ils décrivent aussi la glande chez l'Anthuridé *Cyathura carinata* Kröyer (1961 a) à la base du cinquième péréiopode, avec noyaux de 2 à 5 μ , chez le Valvifère *Idotea viridis* Slabler (1961 c) dans le septième péréionite, avec noyaux de 5 à 8 μ et chez le Gnathidé *Paragnathia formica* Hesse (1961 c) dans le cinquième péréionite, avec noyaux de 2 à 4 μ . J. BONNENFANT (1961) donne une description détaillée et différente de la glande de ce même *Paragnathia* : amas localisés strictement dans le septième péréionite avec noyaux de 4 à 6 μ de diamètre, et chez *Menertia æstroïdes* (id., 1961 a et b), Flabellifère à hermaphrodisme protandre ; la glande longe tout le canal déférent jusqu'à la gonade et disparaît lors du changement de sexe, mais moins rapidement que chez *Lysmata*. C. RÉMY et A. VEILLÉF (1961) ont aussi constaté chez *Anilocra physodes* que la glande persistait bien longtemps après le développement des ovaires.

6) CONCLUSION.

La glande androgène des Crustacés est beaucoup plus polymorphe chez les Isopodes que dans les autres ordres, puisque, pour un genre ou une espèce donnée d'Isopode, elle peut occuper une position variable d'une extrémité à l'autre de l'appareil génital, depuis la région du canal déférent jusqu'à l'extrémité proximale des utricules testiculaires. Sur les cinq auteurs qui ont abordé cette question,

quatre ont défini une position stricte pour la glande d'une espèce donnée et je suis seule jusqu'ici (BALESDENT-MARQUET, 1960) à avoir souligné les variations individuelles observées. Chez *Ligia oceanica* également, LEGRAND et JUHAULT (1960 a) trouvent une glande au niveau des filaments suspenseurs des testicules et, personnellement, j'ai observé un amas apparemment androgène plaqué contre le bord latéro-externe de chaque canal déférent, dans la région où ils s'élargissent en vésicule séminale et aussi entre les utricules testiculaires. Les greffés de l'une ou l'autre de ces régions n'ont d'ailleurs provoqué aucune masculinisation des pléopodes des femelles, même après cinq mues post-opératoires.

B. — La glande androgène d'*Asellus aquaticus*.

1) MATÉRIEL.

L'étude de cette glande repose sur l'observation des appareils génitaux de trente-deux mâles adultes prélevés à différents moments de l'année, préparés en coupes sériees (dix-sept) ou après dissection et coloration *in toto* (quinze).

2) MORPHOLOGIE DE LA GLANDE (fig. 19).

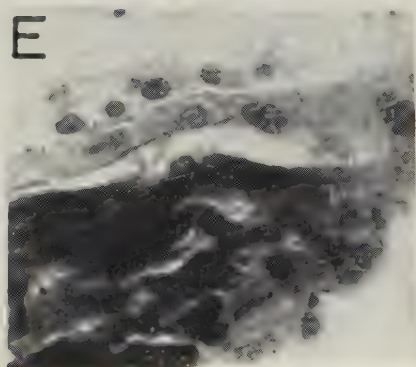
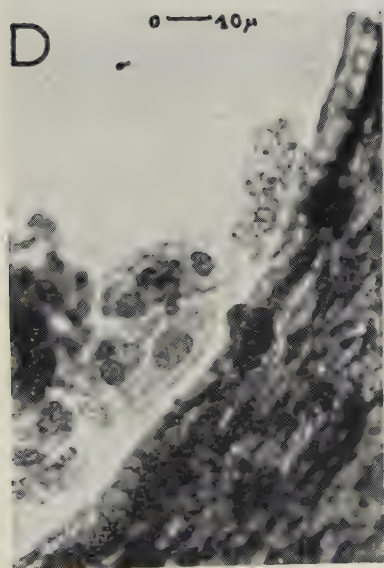
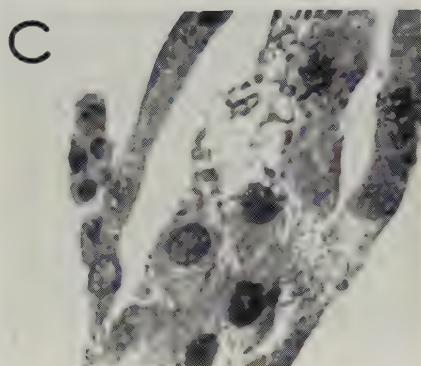
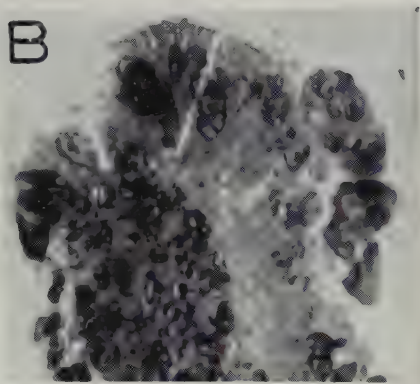
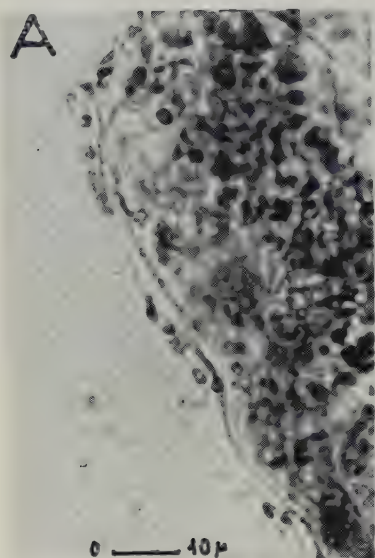
La glande androgène de cet Aselle est réduite et dispersée. Ses cellules sont groupées en cordons courts d'une ou plusieurs cellules d'épaisseur. Un cordon principal existe généralement au niveau du septième périonite, en position postérieure par rapport à l'amas glandulaire de la vésicule séminale ; le plus important que j'ai mesuré sur un grand mâle de 12 mm atteignait 100 μ de long, mais cela est rare. Des amas plus réduits se rencontrent le long de

A. - Cordons androgènes contre un utricule testiculaire (coloration et montage « *in toto* »). — B. - Coupe de la glande androgène au niveau des utricules testiculaires. — C. - Idem. — D. - Ilot androgène contre le canal déférent (septième périonite) au voisinage de la glande de la vésicule séminale (coloration et montage « *in toto* »). — E. - Coupe de glande androgène contre le canal déférent. B, C, D, E : même échelle.

cd : canal déférent ; ga : glande androgène ; gvs : glande de la vésicule séminale ; tp : tissu pariétal ; ut : utricule testiculaire ; scy : spermatocyte I ; sp : sperme.

FIG. 19

La glande androgène d'*Asellus aquaticus*



la vésicule séminale ou à la base des utricules testiculaires ; la longueur maximale rencontrée est 75 μ . Enfin, entre les utricules testiculaires d'un même côté, on peut rencontrer des amas plaqués à l'un des utricules. Ces amas sont entourés d'une fine membrane conjonctive dont les noyaux sont peu nombreux.

3) HISTOLOGIE.

Les membranes cellulaires sont peu visibles, ce qui est normal pour une glande endocrine mise en évidence par les colorations précédemment citées. Le cytoplasme peu abondant est basophile, ce qui accuse l'activité de son ergastoplasme. Les noyaux, de forme subsphérique, présentent des tailles variées : diamètre de 2 à 3 μ et chromophilie marquée, 7 à 8 μ avec chromatine répartie uniformément ou à la périphérie, 10 μ et avec chromatine dispersée. Les cellules de la même taille se rencontrent dans la même zone d'un amas considéré. Notons que les cellules androgènes sont presque toujours logées au voisinage d'une cellule ou d'un amas glandulaire de la vésicule séminale, sauf pour les groupes intertesticulaires qui sont d'ailleurs les plus rares. La membrane conjonctive qui entoure les cordons offre les caractéristiques d'un endothélium.

4) PHYSIOLOGIE.

L'absence d'un canal excréteur et les preuves expérimentales de son mode d'action hormonale la classe dans les glandes endocrines.

L'activité cellulaire sécrétrice est marquée par la basophilie de son cytoplasme et son polymorphisme nucléaire. Je n'ai pas observé de cellules dégénérées avec cytoplasme vacuolaire et je ne peux mettre en évidence sur l'Aselle le type de fonctionnement holocrine que M^{me} CHARNIAUX a décrit chez *Lysmata seticandata* et que j'ai pu observer chez *Gammarus pulex*. L'activité mitotique est réduite ; je n'ai rencontré aucune figure de division dans les glandes des trente-deux appareils génitaux étudiés en coupes sériées. Ces deux observations, pas de cellules en dégénérescence et faible activité mitotique, prouvent que le cycle d'activité sécrétoire des cellules androgènes chez l'Aselle adulte est relativement long.

Aucune activité saisonnière ne se manifeste en fonction des périodes de reproduction ou de repos sexuel et ceci contraste avec la recrudescence du volume de l'amas glandulaire de la vésicule

séminale au début et au cours de la période de reproduction ; les greffes d'ailleurs ont donné des résultats positifs tout au long de l'année, avec un pourcentage un peu inférieur en automne.

5) LA GLANDE DE LA VÉSICULE SÉMINALE.

Il est indispensable dans ce chapitre réservé à la description de la glande androgène de rappeler les caractéristiques du tissu pariétal et des cellules de la vésicule séminale étudiés dans la deuxième partie au sujet de l'appareil génital mâle, car les amas androgènes ont toujours été greffés en même temps que l'un ou l'autre de ces deux tissus.

Nous avons vu comment les cellules pariétales évoluaient parallèlement à la spermatogénèse le long des utricules testiculaires, la taille de leurs noyaux passant de 5 à 20 μ de longueur ; une partie de ces cellules se mêle aux spermatozoïdes en formation, tandis que d'autres restent le long de la paroi testiculaire. Le conduit reliant le premier utricule testiculaire aux deux autres ou canal déférent antérieur est formé par ce même tissu.

La paroi de la vésicule séminale qui lui fait suite est formée de cellules aux caractéristiques histologiques presque semblables à celles des cellules pariétales ; elles passent par des formes plus ou moins hautes, mais la vésicule séminale n'est jamais beaucoup plus large que le canal déférent ; les noyaux les plus grands peuvent atteindre 40 μ de diamètre et présentent alors des signes accusés de dégénérescence.

Cette paroi présente des excroissances globuleuses, dont la plus volumineuse au niveau du septième péréionite. La plus importante que j'ai observé mesurait 1 mm à la base et 0,7 mm de haut, ceci en décembre ; début de la période de reproduction sur un mâle de 12 mm de long. Les cellules qui forment ces amas présentent les mêmes caractéristiques que celles du tissu pariétal et de la paroi de la vésicule séminale : cytoplasme basophile, noyau subsphérique volumineux à chromatine abondante et dont le diamètre ou la plus grande dimension varie de 10 à 35 μ . Ces excroissances le long de la vésicule séminale peuvent ne compter qu'une cellule ou deux. La basophilie de leur cytoplasme, les variations de taille des cellules, le polymorphisme de leurs noyaux sont caractéristiques des cellules glandulaires. Elles ressemblent beaucoup à la paroi sécrétrice de la vésicule séminale et on peut logiquement penser que leurs rôles sont les mêmes.

C. — Discussion et conclusion.

Le tissu androgène de l'Aselle se présente donc sous un volume particulièrement réduit et peu visible par comparaison à la glande des Amphipodes. Pour quelles raisons n'ai-je pas appelé androgène la glande de la vésicule séminale puisque ces formations sont contiguës (fig. 19, p. 139).

Tout d'abord, pour des raisons analogiques de structure : toutes les glandes androgènes décrites *avec preuve expérimentale* à l'appui ont des cellules de diamètre variant de 5 à 8 μ , 12 au maximum. Ensuite pour des raisons d'ordre physiologique : les glandes androgènes sont actives toute l'année, la glande de la vésicule séminale présente une recrudescence de volume au début de l'époque de la reproduction. Enfin, pour des raisons d'ordre expérimental : si les greffes de canal déférent avec glande androgène provoque une masculinisation externe des femelles accompagnée d'une véritable castration, il existe sur les onze femelles étudiées histologiquement deux cas présentant un amoindrissement marqué de l'ovaire, mais pas de masculinisation externe. J'ai émis l'hypothèse d'une fonction inhibitrice de l'activité ovarienne dont les grosses cellules de cette glande ou du tissu pariétal serait le siège, les cellules androgènes manifestant uniquement leur rôle masculinisant. Les faits ne sont pas assez nombreux (deux cas) pour affirmer que ces rôles soient réservés à des cellules distinctes.

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

La glande androgène induit rapidement chez l'Aselle femelle une *masculinisation des caractères sexuels externes* en suivant le processus de formation de ces appendices chez les jeunes mâles. Les gonies, au contraire, ne subissent aucune évolution dans le sens mâle et aucun nouveau tractus ne se forme. Même si cette transformation devait se produire, cet ordre d'apparition de l'appareil génital mâle interne, après l'appareil externe serait contraire à ce qui s'effectue normalement chez le jeune mâle. Cela prouve que le sexe des gonies de l'Aselle est plus « stabilisé » chez les femelles pubères, qu'il n'est plus aussi sensible à l'action de l'hormone androgène que chez le jeune Aselle à la sortie du marsupium ou bien qu'une substance autre que l'hormone androgène agit lors de la détermination du sexe des gonies du jeune mâle.

L'hormone androgène *anihile l'ovaire et supprime les caractères sexuels temporaires liés à la ponte et l'incubation*. Cette suprématie de l'hormone androgène sur l'ovaire et l'hormone ovarienne est en faveur de la *théorie de l'autodifférenciation ovarienne* (CHARNIAUX-COTTON, 1963).

Toutefois, la transformation des ovogonies en spermatogonies n'est réalisée chez *l'adulte* que chez les Talitres ; les Oniscoïdes adultes et l'Aselle n'offre qu'une maculinisation externe des adultes et il faut opérer sur de très jeunes femelles d'Oniscoïdes pour obtenir un changement de sexe des gonades. Chez les Oniscoïdes inférieurs, tels que les Ligies ⁽¹⁾ et chez les Décapodes gonochoriques, les greffes de glandes androgènes ne provoquent pas la masculinisation des territoires externes susceptibles de réagir. Il semble que, suivant le degré de stabilité de l'état gonochorique des espèces, l'hormone androgène agisse facilement sur les gonies et les caractères externes ou plus facilement sur les caractères externes que sur le germen, ou difficilement sur le germen et le soma des femelles.

L'hormone androgène est sans action sur les caractères sexuels permanents de l'Aselle comme les oostégites non fonctionnels ; ces oostégites ne sont pas des caractères neutres, car, s'ils n'existent pas chez le mâle, ils ne sont pas supprimés par l'action androgène. L'élément inducteur de leur formation est indépendant de l'ovaire et de la glande androgène ; parallèlement à leur maintien chez les femelles masculinisées, on constate d'ailleurs que les *glandes génitales sternales restent normales*. Les expériences décrites dans la quatrième partie permettront d'éclairer cette question du déterminisme des caractères sexuels permanents des femelles de Crustacés.

(1) Résultats non publiés

QUATRIEME PARTIE

*Le déterminisme des caractères sexuels
femelles d'ASELLUS AQUATICUS
étudié à l'aide de méthodes
chirurgicales et biophysiques*

Cette dernière partie comprend l'exposé d'expériences menées uniquement sur les femelles et de leurs résultats : castrations chirurgicales et irradiations aux rayons ionisants à diverses doses de l'animal entier ou bien localisées à certaines régions. La comparaison de ces séries de travaux permet d'identifier deux centres endocriniens agissant sur les caractères sexuels femelles : les cellules folliculaires des ovaires à un certain stade de leur évolution et les glandes sternales qui sont alors identifiées comme les glandes endocrines sexuelles.

Les quatre chapitres qui composent cette partie développent les points suivants : les travaux antérieurs, les expériences de castration chirurgicale, celles d'irradiations générales et localisées, puis la morphologie et la physiologie des glandes endocrines de l'appareil génital des femelles, identifiées comme telles après les expériences précédentes.

CHAPITRE PREMIER

TRAVAUX ANTERIEURS

LE PROBLEME

Les méthodes d'investigation utilisées jusqu'à présent chez les Crustacés gonochoriques pour étudier le problème du déterminisme des caractères sexuels femelles, indépendamment de l'action androgène, touchent aux études suivantes :

— *Action des parasites sur la sexualité de l'hôte femelle.* Les exemples concernent l'influence des parasites Rhizocéphales et Epicarides sur les Décapodes ou des larves d'Acanthocéphales sur les Péracarides. Chez les Décapodes, le parasite provoque une hyperféminisation de certains caractères externes (VEILLET, 1945) et une maturation précoce des gonades (G. VERNET-CORNUBERT, 1958). Chez les Péracarides, M. L. LEROUX-LEGEUX (1933) observe chez *Gammarus pulex* L. parasité par des larves de *Polymorphus minutus* Goeze, l'absence de la vitellogenèse et parallèlement celle des caractères sexuels liés à l'incubation ; j'ai retrouvé des faits analogues chez les femelles d'*Asellus aquaticus* L. parasitées par des larves d'Acanthocéphale ; SPAETH (1951), au contraire, ne constate aucune modification sexuelle chez *Hyaella azteca* Saussure parasité expérimentalement par *Leptorhynchoïdes thecatus* Linton.

— *Action des glandes endocrines céphaliques sur la sexualité des femelles.* Les travaux expérimentaux s'adressent jusqu'ici aux Décapodes avec l'étude de l'action du complexe pédonculaire organe X - glande du sinus et celle de l'organe Y ; le complexe pédonculaire exerce une action inhibitrice du développement et du fonctionnement ovarien, mais favorisant la formation des caractères sexuels externes (PANOUSE, 1943, 1946 ; N. DEMEUSY

et A. VEILLET, 1952 ; G. CORNUBERT, N. DEMEUSY et A. VEILLET, 1952 ; CARLISTE, 1953 ; G. CORNUBERT, 1954 a ; G. VERNET-CORNUBERT et N. DEMEUSY, 1955). La glande Y ou glande de la mue est indispensable au développement ovarien (L. ARVY, ECHALIER et GABE, 1954 ; ECHALIER, 1959), au moins au début du développement de l'ovaire (N. DEMEUSY, 1962 a et b).

— *Action des radiations ionisantes.* Toutes les expériences démontrent que la disparition provoquée des caractères sexuels temporaires liés à l'incubation ou à la ponte est parallèle à la dégénérescence ovarienne ; citons chronologiquement V. HAEMMERLI-BOVERI (1926) sur *Asellus aquaticus* Linné, M. L. LEROUX-LEGUEUX (1933) sur *Gammarus Duebeni* Lillj., qui ont utilisé les rayons du radium ; CALLAN (1940) sur *Leander xyphias* et *squilla* utilise le premier les rayons X ; SPAETH (1951), également sur *Hyalella azteca* Saussure. J'ai repris sur *Asellus aquaticus* l'étude de l'influence des rayons ionisants sur la sexualité des femelles en pratiquant différentes irradiations générales et localisées aux rayons X (1955) ; depuis PATANE et DE LUCA (1956 - DE LUCA et PATANE, 1961) ont refait des expériences d'irradiations générales de femelles de *Porcellio laevis* Latreille.

— *Enfin action de l'appareil génital femelle lui-même par la méthode des ablations et des greffes.* Les travaux ne concernent actuellement que les Peracarides. TAKEWAKI et NAKAMURA (1944) réalisent l'ovariectomie bilatérale d'*Armadillidium vulgare* Latr., mais les résultats obtenus ne démontrent pas une action franche de l'ovaire sur les caractères sexuels temporaires que représentent les éléments du marsupium. En 1952 et les années suivantes, H. CHARNIAUX-COTTON apportent des faits décisifs : chez l'Amphipode *Orchestia gammarella* Pallas, l'ovariectomie bilatérale entraîne la disparition des soies ovigères, caractère temporaire lié à l'incubation ; la greffe d'un fragment d'ovaire en vitellogenèse, prélevé dans n'importe quelle région de l'organe induit à nouveau l'apparition des soies ovigères au bord des oostégites des castrats (1953) : les oostégites, caractères femelles permanents, ne disparaissent pas chez les femelles castrées, et pourtant l'implantation d'ovaire chez des mâles castrés et privés de glandes androgènes induit la formation d'oostégites chez ces mâles (1955). Chez les Isopodes, l'ovariectomie totale est réalisée à nouveau sur les Oniscoïdes *Armadillidium vulgare* Latr. par LEGRAND (1955) et plus récemment KATAKURA (1961), puis sur *Porcellio laevis* Latr. par PATANE et DE LUCA (1957) : la castration fait disparaître le marsupium, caractère temporaire lié à l'incubation ; mais les Oniscoïdes ne

possèdent pas d'oostégites permanents non fonctionnels. L'ovariectomie de *Asellus aquaticus* L. a pu être réalisée et une partie des résultats résumée dans deux notes (M. L. BALESDENT - MARQUET et A. VEILLET, 1958 a et 1959).

L'étude parallèle des expériences de castration chirurgicale, de « castrations » temporaires et définitives aux rayons X et d'irradiations localisées qui fait l'objet de cette quatrième partie n'avait jamais été réalisée sur le même Crustacé ; l'Aselle aquatique femelle, avec sa gamme de caractères sexuels temporaires et permanents s'est révélée, malgré sa fragilité vis-à-vis des interventions chirurgicales, comme un excellent matériel pour les études expérimentales d'endocrinologie sexuelle.

CHAPITRE II

CASTRATION CHIRURGICALE DES FEMELLES

V. HAEMMERLI - BOVERI écrit, en 1926, au sujet des Aselles : « An Herausoperieren der Ovarien war nicht zu denken » ; M. - L. LEROUX, en 1933, réussit l'opération sur le Gammare, mais sans survie de plus de deux jours. H. CHARNIAUX ayant réalisé l'ovariectomie complète avec succès en 1952 chez un Talitre et LEGRAND, en 1955, chez un Oniscoïde, j'ai essayé à nouveau de castrer les Aselles, bien que le matériel aquatique soit beaucoup plus fragile. J'ai réussi l'ovariectomie bilatérale avec succès sur les femelles pubères mais avec un taux de survie extrêmement faible ; les exemplaires impubères ou au début de la prépuberté (3 mm - 3,5 mm de long) n'ont jamais survécu à la castration totale.

I. — TECHNIQUE OPERATOIRE

Choix des femelles.

Pendant les intermues MP -MI, MI - MN, MN - MN., les femelles peuvent être opérées au stade C du cycle d'intermue, le plus long, et au début du stade D ; mais avant une mue parturielle, la castration ne peut avoir lieu qu'au début de l'intermue (MN-MP ou MI-MP) car les ovaires sont trop volumineux et l'entrée d'air dans la cavité générale ne peut être évitée. Le jour qui précède la mue (fin stade D) et les deux jours qui la suivent (stade A et B) représentent évidemment une période de fragilité de l'animal

Préparation des femelles.

Les femelles sont placées une journée avant et une journée après l'opération dans une eau très propre, avec du papier filtre et non des feuilles comme support. L'addition à différentes doses d'un antiseptique comme le merseptyl ou d'un antibiotique à large éventail bactéricide comme la pénicilline n'a pas amélioré le pourcentage de survie. Au moment de l'intervention, la femelle est « lavée » dans quelques gouttes d'eau physiologique stérile.

L'anesthésie est réalisée aux vapeurs d'éther sulfurique et n'est poussée que jusqu'à un état d'engourdissement des femelles. La région de la future plaie est passée à l'éther.

Opération.

L'opération est réalisée sous la loupe binoculaire : la femelle est maintenue entre le pouce et l'index gauche, la face dorsale posée sur du papier humide.

L'extraction se fait par la région de l'orifice génital à l'aide de pinces du type Dumont n° 5 ou n° 6 passées à l'alcool et séchées. L'exosquelette est rompu autour de l'orifice génital et l'oviducte saisi juste au-dessous de cet orifice par le côté de la plaie voisin du périopode. L'ovaire est extirpé par traction avec de légers mouvements d'oscillation vers l'avant et l'arrière afin de tirer simultanément les parties antérieures et postérieures de l'organe.

Le niveau de l'hémolymphe au bord du champ opératoire est maintenu par une légère pression des deux doigts qui maintiennent l'animal ; la formation de la moindre bulle d'air est mortelle.

L'obturation de la plaie est indispensable. Les meilleurs résultats sont obtenus par une émulsion de latex de caoutchouc (supercolle Clark) épaissie par évaporation ; une petite goutte de cette substance prélevée au bout d'une aiguille du type « minutie » est placée sur la plaie et forme après évaporation un véritable bouchon de caoutchouc qui n'est expulsé qu'avec l'exuvie.

L'ablation bilatérale peut fort bien être pratiquée sous une même anesthésie lorsque les ovaires ne sont pas trop volumineux ; dans le cas inverse, il est bon d'espacer les deux temps de l'opération de 48 heures pour que l'animal puisse refaire un volume de sang égal à celui de l'ovaire enlevé, mais cette méthode double le choc opératoire.

Critères de réussite.

Il faut vérifier si les ovaires sont extraits entièrement, en les observant dans de l'eau physiologique ; chaque extrémité porte un court filament suspenseur.

La mort rapide de l'animal est provoquée par les causes suivantes : formation d'une bulle d'air dans l'hémolymphé, traumatisme de l'un des caecums hépatopancréatiques ou d'une cellule à concrétion, enfin entrée de la colle au latex trop liquide dans le corps.

II. — EXPERIENCES

— Origine des femelles : stations n^{os} 1 et 2.

— Date des opérations : toutes les opérations ont eu lieu entre janvier 1956 et juin 1957, soit pendant les mois de reproduction (janvier à août), soit au cours du repos sexuel annuel (octobre - novembre). Rappelons que les limites de la période de reproduction varient localement en fonction du climat annuel et de l'âge des femelles ; mais la taille et la forme des oostégites permanents des femelles de petite et grande taille dans une population prélevée dans la nature permet de préciser si les femelles se trouvent au milieu ou à la fin de la période de reproduction.

— Elevage : l'élevage individuel des opérés et des témoins est maintenu à 18° environ.

— Chiffres : le nombre de femelles mortes sous le choc opératoire est extrêmement élevé ; les chiffres retenus sont ceux des femelles vivant quarante-huit heures après l'intervention.

Types d'expériences :

Castration totale : Cent trente-cinq ablations bilatérales complètes des ovaires et des oviductes de femelles pubères ou en fin de prépuberté (4,5 à 9 mm).

Ovariectomie unilatérale : dix-neuf ablations de l'ovaire et de l'oviducte d'un seul côté chez les femelles pubères ou en fin de prépuberté, trois cas chez des femelles au début de la prépuberté (3 - 4 mm). .

TABLEAU XXI

Témoins des expériences de castration des femelles (élevage à 18°)

Stade sexuel des femelles	Etat des femelles au début des expériences			Nom bre de mues	Cycles sexuels et état des oostégites																Fin des expériences	
	L.	Date	Oost.		Mue	Date	Oost.	Mue	Date	Oost.	Mue	Date	Oost.	Mue	Date	Oost.	Mue	Date	Oost.	Date	Oost.	
Pubères en période de reproduction	55	7	16-1	o.n.f. AS-	6	MN	25-1	o.n.f. AS	MP	3-2	o.f.	MI	20-2	o.n.f. AS+	MP	15-2	o.f.	MI	3-3	o.n.f. AS+	18-4	o.
	53	7,5	6-1		5	MN	14-1	o.n.f. AS	MP	23-1	o.f.	MI	15-2	o.n.f. AS+	MP	28-2	o.f.	MI	5-4	o.n.f. AS	2-5	o.
	54	8,5	6-1	o.n.f. AS	3	MN	23-1	o.n.f. AS	MP	3-2	o.f.	(MI) pr.	14-3	o.n.f. AS								
	103	7	14-5	o.f.	2	MI	21-5	o.n.f. AS	MP	5-6	o.f.											
repro- duction	107	7	14-5	o.f.	2	MI	18-5	o.n.f. AS++	MP	5-6	o.f.											
	59	9,5	12-3	o.f.	1	MI	2-4	o.n.f. RS													8-5	o.n. R
Pubères en période de repos sexuel	65	5,5	24-9	o.f.	13	MI	26-9	o.n.f. AS++	MN	1-10	o.n.f. AS+	MN	5-10	o.n.f. AS+	MN	12-10	o.n.f. AS	MN	30-10	o.n.f. AS-		
								MN	9-11	o.n.f. AS-	MN	19-11	o.n.f. RS								19-2	o.n. R
	85	5	5-10	o.f.	8	MI	7-10	o.n.f. AS++	MN	12-10	o.n.f. AS+	MN	12-10	o.n.f. AS	MN	27-10	o.n.f. AS	MN	27-10	o.n.f. AS		
								MN	6-10	o.n.f. AS-	MN	13-11	o.n.f. RS								29-12	o.n. R
repos sexuel	83	5,25	24-9	o.f.	3	MI	7-10	o.n.f. AS++	MN	15-10	o.n.f. AS+	MN	24-10	o.n.f. AS							24-10	o.n. AS
	66	5	24-9	o.f.	3	MI	27-9	o.n.f. AS+	MN	10-10	o.n.f. AS	MN	19-10	o.n.f. AS							19-10	o.n. AS
	77	5,5	4-10	o.n.f. RS	7	MN	10-10	o.n.f. RS													29-1	o.n. R
	76	6	4-10	o.n.f. AS+	2	MN	11-10	o.n.f. AS	MN	20-10	o.n.f. AS-										20-10	o.n. AS
Pré-pubères	79	4	4-10	o.n.f. pr.	11	MN	10-10	o.n.f. pr.	MN	17-10	o.n.f. pr.	SV			MN	18-1	o.n.f. RS	MN	26-1	o.n.f. RS	19-2	o.n. R
	74	5	3-10	o.n.f. RS-	5	MN	7-10	o.n.f. RS-	MN	16-10	o.n.f. RS-	MN	27-10	o.n.f. RS	MN	12-11	o.n.f. RS	MN	12-11	o.n.f. RS	12-11	o.n. R
	72	3,5	24-10	o.n.f. pr.	5	MN	29-10	o.n.f. pr.	MN	5-11	o.n.f. pr.	SV						MN	28-11	o.n.f. RS-	3-1	o.n. R
	78	4	4-10	o.n.f. pr.	4	MN	10-10	o.n.f. pr.				SV									13-11	o.n. p
pubères	80	5	8-10	o.n.f. pr.	4	MN	11-10	o.n.f. pr.				SV									17-11	o.n. p
	89	4,5	6-11	o.n.f. pr.	4	MN	12-11	o.n.f. pr.				SV									7-12	o.n. p

AS = activité sexuelle; L. = longueur du corps; MI = mue intermédiaire; MN = mue normale; MP = mue partielle; o.f. = oostégites fonctionnels; o.n.f. = oostégites non fonctionnels; post. = oostégites; pr. = prépubère; RS = repos sexuel; SV = sans variation des oostégites.

Greffes d'ovaire aux femelles castrées : vingt-deux greffes d'un fragment d'ovaire de femelles en reproduction à des femelles castrées depuis une à neuf mues post-opératoires. L'implantation est réalisée dans les mêmes conditions que celles de tissu androgène. Je n'ai pas donné à cette série d'expériences une place analogue à celle des castrations, car, après ces deux opérations successives, les femelles n'ont pas vécu assez pour donner des résultats que l'on puisse qualifier de positifs ou négatifs.

Témoins : sur cinquante femelles originaires des mêmes stations, anesthésiées et traumatisées, puis élevées dans des conditions de vie identiques à celles des opérées, vingt-trois exemplaires ont effectué plus de deux mues et représentent des témoins réels : quatre femelles au début de la prépuberté, neuf femelles en reproduction, dix femelles en repos sexuel. Le tableau XXI donne les états des caractères sexuels d'une partie des témoins (p. 154).

Survie :

Période post-opératoire	Nombre de femelles	%
48 heures après l'opération	135	100
Première mue	69	51
Deuxième mue	44	33
Troisième mue	20	15
Quatrième Mue	11	8
Sixième mue	4	3
Huitième mue	3	2
Dixième mue	2	1,5
Quatorzième mue	1	0,7

Ce tableau souligne la grande mortalité existant chez les opérés. Les quarante-quatre cas des femelles ayant effectué deux mues post-opératoires sont mentionnés dans les tableaux XXII. XXIII, XXIV. La femelle qui a mué quatorze fois a vécu cinq mois.

III. — RESULTATS

A. — Résultats des expériences de castration complète des femelles.

1) ACTION SUR LES CARACTÈRES SEXUELS TEMPORAIRES DES FEMELLES.

a) *Les faits :*

Vingt-sept femelles opérées au début et au milieu de la période de reproduction apportent des résultats au sujet des caractères sexuels temporaires liés à l'accouplement, la ponte et l'incubation. Vingt-quatre d'entre elles ont effectué au moins deux mues post-opératoires et figurent dans le tableau XXII, p. 159.

— *Dix-neuf femelles* opérées alors qu'elles portent une poche incubatrice, effectuent la mue intermédiaire attendue et ensuite uniquement des mues normales alors que les dix témoins correspondant continuent à faire des mues parturielles ; ces mues normales post-opératoires provoquées sont au nombre de cinq (un cas), trois (trois cas), deux (quatre cas), une (onze cas).

Les quatre principaux caractères temporaires, grands oostégites ~~concaves~~, palette soyeuse des maxillipèdes, orifices génitaux agrandis, premiers péréonites plus longs sont remplacés simultanément par les formes permanentes.

— *Sept femelles* castrées après une mue intermédiaire, au début du stade C de l'intermue qui, normalement, mène à une mue parturielle, ont effectué des mues normales dès la première mue post-opératoire : quatorze (un cas), quatre (deux cas), deux (un cas) ou une seule (trois cas).

— *Une femelle* (n° C 143) opérée après une mue intermédiaire, au premier tiers du stade C de l'intermue, effectue huit jours après l'opération une mue parturielle avec oostégites fonctionnels un peu réduits laissant voir la palette des maxillipèdes ; l'intermue suivant MP - MI s'est abrégée à seize jours (vingt jours environ normalement). Les mues suivantes sont : intermédiaire, puis normales.

b) *Interprétation*

Quels sont les cellules ou l'organe endocrinien inducteur de la formation des caractères sexuels temporaires des femelles, directe-

ment ou non ? L'opération supprime les deux oviductes totalement, les deux ovaires totalement, les deux glandes sternales en plus ou moins grande partie.

Les deux oviductes avec leur épithélium prismatique interne et leurs fibres musculaires dans le chorion sous-jacent n'ont rien d'un organe endocrinien. Les deux glandes sternales ne paraissent pas responsables non plus : d'une part, chacune d'elles est séparée de chaque oviducte par du conjonctif et l'extraction de l'ovaire se fait par le côté externe de l'orifice génital et non le côté interne où elles se logent ; d'autre part, des coupes de femelles opérées fixées peu de temps après la castration montrent qu'il reste de cette glande. On peut aussi penser que des ablations plus ou moins complètes de ces organes auraient conduit à la formation de marsupiums incomplets comme en ont provoqués les irradiations.

Les deux ovaires sont responsables : le parallélisme rigoureux entre l'ablation totale des ovaires et la suppression totale des caractères sexuels temporaires est incontestable.

La période de sécrétion efficace commence environ au premier quart du stade C de l'intermue qui précède la mue parturielle et la ponte. En effet, les sept femelles opérées au début du stade C de l'intermue M. I. - M. P. n'ont pas effectué la mue parturielle attendue, mais la femelle n° C 143 castrée un peu plus tard a formé un marsupium, un peu incomplet. Il manque les cas des femelles opérées plus tardivement dans l'intermue pour préciser la fin exacte de cette période de sécrétion inductrice du marsupium ; mais l'ovaire est alors devenu trop gros pour être extirpé sans dommage pour l'opérée.

Au premier quart du stade C, l'ovaire montre des ovocytes qui effectuent une accumulation massive de vitellus et des cellules folliculaires du type B, entre et autour des ovocytes, en voie de multiplication rapide ; à la fin du stade C, les cellules folliculaires se présentent sous leur forme aplatie (forme C). Il faut rapprocher ces faits des constatations de VAN DE BROECK et TATES (1961) : par injection d'adénine marquée au Carbone 14, ces auteurs trouvent une phase active des cellules folliculaires un peu avant l'accumulation massive de vitellus dans les ovocytes ; malheureusement, ces auteurs ne font aucune relation avec les mues de l'Aselle ; il s'agit vraisemblablement de l'accumulation de la partie acidophile du vitellus et, dans ce cas, les résultats seraient concordants.

2) ACTION SUR LES CARACTÈRES SEXUELS PERMANENTS DES FEMELLES.

- a) Premier résultat : dans *tous* les cas, la *castration totale* *laisse persister les caractères sexuels permanents au cours des mues normales successives.*

Aux vingt-sept cas déjà cités (tableau XXII), s'ajoutent les exemples de neuf femelles castrées à la fin de la période de reproduction ou au début de celle du repos sexuel (tableau XXIII).

Trois femelles, porteuses de poches incubatrices, opérées en octobre (n^{os} 68, 67 et 62), n'ont effectué, après la mue intermédiaire, que des mues normales, comme les témoins ; ces mues sont respectivement au nombre de dix, sept, deux.

Six femelles n'ont jamais formé de marsupium et ont fait huit (un cas), trois (un cas) et deux (quatre cas) mues normales.

- b) Deuxième résultat : les *caractères sexuels permanents des femelles castrées persistent sous des formes variables* (tableaux XXII et XXIII).

Les différents caractères présentent normalement des variations de taille et de forme parallèles entre eux ; les oostégites non fonctionnels sont les caractères permanents les plus facilement observables, mais comme ils sont difficiles à mesurer sur le vivant, je les caractérise de cette manière (deuxième partie) :

Si d = la distance entre les coxas d'un même péréionite, O la longueur de l'oostégite non fonctionnel et l'indice, le rang du péréionite considéré :

$$o. n. f. A. S. + = O_3 \geq \frac{d_3}{2}$$

$$o. n. f. A. S. \text{ et } A. S. - = \frac{d_3}{3} < O_3 < \frac{d_3}{2}$$

$$o. n. f. R. S. = O_3 \leq \frac{d_3}{3}$$

Chez les femelles castrées, on peut observer les variations suivantes des oostégites non fonctionnels :

— *Une régression jusqu'à la forme de repos sexuel.* C'est le cas de femelles castrées au début de la période de repos sexuel (tableau XXIII, n^{os} 68, 77, 67, 72) qui réagissent ainsi en deux,

TABLEAU XXII

Variation des oostégites permanents des femelles castrées.
Période annuelle de reproduction

		Castration		1ère mue post. opér.		Nombre total		MN : Variations des o.n.f.				Date fin expérience	
N° o castrée	Date	taille en mm	caractères oostégites	Type de mue	Durée de castr. en jours	caractères oost. acquis	mues normales post.op. MN	Absence de variation	Régression		Accroissement		Date fin expérience
									mini- mum	rang : de la mue	taille : maxi- mum	rang : de la mue	
									acqui- se		acqui- se		
16	20/1	6,5	onf RS	MN	8	AS -	14		0	AS -	1		
										AS	8		18/5
										AS +	12		
24	11/4	9	Pi	MI	9	AS	6	AS					7/7
17	23/1	6,5	onf AS	MN	4	AS -	4		RS	2			20/2
25	17/4	8	Pi	MI	2	AS++	4		AS -	3			10/5
29	19/4	6,5	Pi	MI	8	AS+	4		AS	2			11/6
52	11/6	7	Pi	MI	10	AS	4		AS -	3			25/7
125	10/5	6,5	onf AS	MN	7	AS	4		RS	3			13/6
22	22/3	7	Pi	MI	10	AS	3		AS -	2			8/5
31	19/4	6,5	Pi	MI	8	AS ++	3		AS -	2			13/5
43	1/6	6,5	Pi	MI	4	AS ++	3		AS	3			25/7
48	30/5	6,5	Pi	MI	12	AS +	3		RS	3			25/7
21	22/3	6,5	Pi	MI	8	AS +	2		AS -	2			9/4
23	22/3	6	Pi	MI	12	AS ++	2		AS	2			27/4
102	9/2	7	Pi	MI	11	AS ++	2		AS +	2			12/3
103	9/2	8,5	Pi	MI	17	AS -	2		AS -	1			13/5
124	18/5	9	Pi	MI	8	AS +	2		RS	2			5/6
128	9/5	8	Pi	MI	13	AS +	2		RS	2			28/5
32	3/5	8	Pi	MI	8	AS++	2		AS++	2			6/6
35	23/4	7	Pi	MI	10	AS++	2		AS++	2			6/6
53	11/6	7	onf AS	MN	8	AS	2		AS	1			28/6
111	28/2	9	Pi	MI	9	AS -	2		RS -	2			25/3
122	9/5	7	Pi	MI	4	AS++	2		RS	2			6/6
130	14/5	7	Pi	MI	9	AS++	2		AS -	2			1/6

AS = activité sexuelle ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; o.n.f. = oostégites non fonctionnels ; oost. = oostégites ; pi = poche incubatrice ; post-opér. = post-opératoire ; RS = repos sexuel ;

TABLEAU XXIII

Variations des oostégites permanents des femelles castrées.
Période annuelle de repos sexuel

N° O castrée	Castration		1ère mue post.op.		Nombre total		MN : Variations des onf				Date fin de l'exp.
	Date	L. en mm	Caractères oost.	Type de mue	Durée de castr. à 1 mm	onf	absences de post.op. MN	ce de varia- tions	onf	rang : de la mue	
68	9/10	5	Pi	MI	5	AS ++	10		RS	4*	31/3
77	10/10	5	onf AS	MN	12	AS	8		RS	4*	28/1
67	27/9	5	Pi	MI	14	AS -	7		RS	3*	28/3
72	9/10	6	onf	MN	7	AS	3		RS	3*	9/11
62	21/9	5	Pi	MI	8	AS	2		AS -	2*	4/10
65	5/10	5	onf AS -	MN	3	AS -	2	AS -			10/10
66	5/10	6	onf AS +	MN	2	AS +	2	AS +			12/11
75	5/10	6,5	onf AS +	MN	12	AS	2		AS	1*	2/11
83	31/10	5	onf AS +	MN	12	RS	2		RS	1*	26/11

L = longueur du corps ; oost = oostégite ; post-op = post opératoire ; onf = oostégites non fonctionnels ; AS + = grande activité sexuelle ; AS = activité sexuelle ; AS - = activité sexuelle réduite ; RS = repos sexuel ; exp = expérience

trois ou quatre mues normales, alors que les témoins élevés à 18° mettent six à sept mues. C'est aussi le cas des femelles opérées au début de la période de reproduction (tableau XXII, n^{os} 17, 125, 48, 124, 128, 111). Les oostégites de femelles n^{os} 83 et 122 sont passés en un intermue de la forme d'activité sexuelle à celle de repos sexuel.

— *Une régression légère des oostégites*, même après plus de deux mues (n^{os} 25, 29, 52, 22, 31, 43).

— *Une stabilité de la forme observée lors de la première mue post-opératoire* et ceci pendant une période de six intermues (n^o 24) ou deux (n^{os} 65 - 66).

— *Un accroissement de taille*, dans un seul cas ; il s'agit de la femelle castrée qui a vécu le plus longtemps (cinq mois) et a mué quatorze fois. Cette femelle, opérée à la fin de la période de repos sexuel (20/1 - 6,5 mm), a formé des oostégites du type *o. n. f. A. S.* — à la première mue post-opératoire huit jours après la castration. Les oostégites ont persisté sous cette forme jusqu'à la septième mue ; à la huitième, ils ont pris la forme *o. n. f. A. S.* + et l'ont conservée au cours des six intermues jusqu'à la fixation de la femelle le 19 juin.

c) *Interprétation.*

En regardant les tableaux XXII et XXIII, on constate que, contrairement à ce que l'on pourrait penser, ces variations des oostégites non fonctionnels ne sont pas en relation avec l'aspect initial des oostégites, ni avec l'âge (= la taille) des femelles, ni avec les saisons.

Ces variations paraissent obéir à un contrôle endocrinien indépendant de l'ovaire. Nous avons émis avec A. VEILLET (1959) l'hypothèse d'une action endocrine céphalique sur ces caractères permanents par analogie avec les résultats obtenus chez les Décapodes (G. VERNET-CORDUBERT et N. DEMEUSY, 1955), démontrant une action positive du complexe pédonculaire sur les caractères sexuels femelles ; mais cette hypothèse n'est pas tout à fait satisfaisante vu la diversité des variations des oostégites des castrats.

Depuis, deux glandes sternales voisines des orifices génitaux ont été mises en évidence chez les femelles (deuxième partie) ; les variations de volume de ces glandes semblent en relation avec les cycles des mues, mais les phénomènes de mue et de sexualité sont intimement liés chez l'Aselle femelle. Or, ces glandes sternales sont

indépendantes de l'appareil génital interne, mais proches des orifices génitaux et toutes les ovariectomies sont réalisées par les orifices génitaux ; elles peuvent ne pas être enlevées ou bien peuvent être plus ou moins traumatisées sans que l'expérimentateur puisse le savoir au moment de l'opération. Il est logique de faire une relation entre les variations des oostégites non fonctionnels des femelles castrées et le fait que ces glandes puissent être enlevées en plus ou moins grande partie. L'histologie des femelles castrées apporte des arguments en faveur de cette hypothèse.

3) ACTION SUR LES VARIANTS SEXUELS.

Ces variants sexuels sont essentiellement les péréiopodes I, IV, VII. La masculinisation expérimentale des femelles a provoqué la transformation de ces péréiopodes dans leur forme mâle (deux cas). La masculinisation externe des femelles apparaissant parallèlement à une dégénérescence rapide des ovaires permet de se demander si la forme mâle ne serait pas la forme neutre. Il n'en est plus rien : les péréiopodes de la femelle castrée qui a mué quatorze fois ont gardé l'aspect femelle. *Le dimorphisme sexuel marqué au niveau des péréiopodes est bien d'origine mâle.*

4) ACTION SUR LES ORGANES INTERNES.

Neuf femelles castrées sont fixées : cinq après la première mue post-opératoire, trois après la seconde, une après la quatorzième mue. Les coupes sont colorées au trichromique de Masson-Foot.

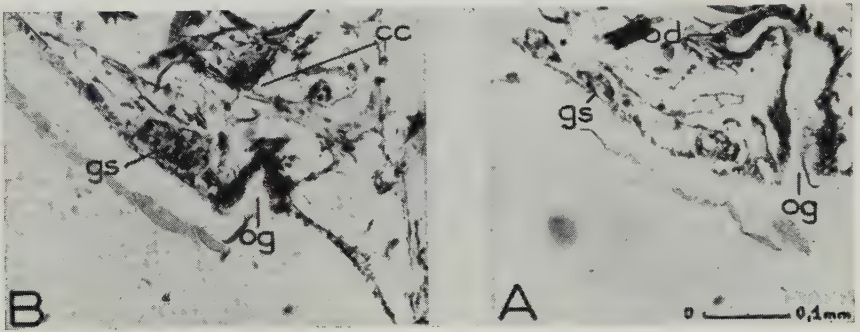
a) *Appareil génital interne.*

Les huit premiers exemples permettent de vérifier que l'ovaire et l'oviducte sont parfaitement inexistants et qu'il reste de la glande sternale au milieu d'un tissu cicatriciel très anarchique.

Le dernier exemple est beaucoup plus intéressant. Rappelons que les oostégites permanents de cette opérée (n° C 16) sont passés de l'état de repos sexuel à celui d'activité sexuelle. L'anatomie microscopique interne de cette femelle révèle de chaque côté du cinquième sternite un oviducte complètement régénéré et une glande sternale étendue jusqu'au voisinage de l'oviducte, donc régénéré également (fig. 20). Deux organes se sont développés parallèlement aux oostégites non fonctionnels : les oviductes et les glandes sternales. L'oviducte est hors de cause puisque sa résection complète est sans action sur les caractères permanents. Une relation est incon-

FIG. 20

Régénération des oviductes et des glandes sternales de la femelle castrée C 16
qui a effectué 14 mues post-opératoires



A. - Coupe au niveau de l'oviducte (od) régénéré, anormalement recourbé. — B. - Coupe plus postérieure ; la glande sternale (gs) régénérée, très proche de l'orifice génital (og) et entourée de conjonctif cicatriciel (cc).

testable : la régénération des glandes sternales à partir de cellules restées en place lors de la castration et l'évolution des caractères sexuels, formation des oviductes et accroissement de taille des oostégites permanents.

Ces résultats s'ajoutent à la corrélation faite entre la variété de l'évolution des oostégites permanents des castrats et l'irrégularité des traumatismes supportés par les glandes lors des ovariectomies. Il est logique de penser que les *glandes sternales jouent un rôle dans le développement des caractères sexuels permanents des Aselles femelles*.

b) *Glandes endocrines céphaliques.*

L'organe pseudo-frontal seul est décrit chez *Asellus aquaticus*, YAMAMOTO (1955) observe une hypertrophie de cet organe chez les femelles d'*Armadillidium vulgare* castrées. L'anatomie microscopique de la femelle castrée qui a mué quatorze fois ne révèle pas de modifications de l'organe en volume.

5) ACTION SUR LA PHYSIOLOGIE GÉNÉRALE DES FEMELLES.

La castration provoque des changements dans le métabolisme des mues et celui de la croissance.

a) *Mue* :

L'allongement de la durée de l'intermue pendant l'incubation constitue un caractère sexuel temporaire (deuxième partie). Le rythme des mues normales qui remplacent les mues parturielles après la castration est aussi régulier que celui des témoins en période de repos sexuel. Ce résultat diffère des faits observés chez les femelles masculinisées expérimentalement (troisième partie, tableau XVIII) qui conservent des durées d'intermue plus longues que d'autres sans effectuer de mues parturielles. Ceci est normal : l'ablation chirurgicale de l'ovaire entraîne des réactions plus franches que la dégénérescence.

Le changement du métabolisme de la glande de mue lors de l'incubation et sous le contrôle de l'ovaire comme les autres caractères sexuels temporaires.

b) *Croissance* :

Les castrats, ni les témoins, ne vivent très longtemps en élevage à 18°. On peut toutefois constater que les femelles qui ont vécu le plus longtemps ont grandi plus que les témoins qui ont effectué aussi des mues normales ; voici un exemple :

		Castrée 16	Témoin 65
Début de l'expérience	Date	17/1	24/9
	Taille en mm	6,5	5,5
Milieu	Date	10/3	20/11
	Durée en jours	56	57
	Nombre de mues	7 MN	1 MI + 6 MN
	Taille en mm	9	6,25
Fin	Date	19/6	11/2
	Durée en jours	155	147
	Nombre de mues	14 MN	14 MN
	Taille en mm	10	7,5

B. — Résultats des greffes d'ovaire aux femelles castrées et des ovariectomies unilatérales.

La grande mortalité provoquée par une double intervention chirurgicale, castration, puis greffe, ne permet pas d'obtenir les résultats attendus. En revanche, les expériences parallèles d'ovariectomie apportent des précisions sur le métabolisme endocrinien de l'ovaire.

1) GREFFES DE FRAGMENTS D'OVAIRE AUX FEMELLES CASTRÉES.

Vingt-deux femelles castrées ont reçu un fragment d'ovaire prélevé sur une femelle en reproduction ; le greffon représente $1/4$ à $1/3$ de l'ovaire prélevé à l'extrémité antérieure ou postérieure. Les greffes sont réalisées après une mue post-opératoire (onze cas), deux (cinq cas), trois (un cas), sept (un cas), neuf (un cas).

Dix-neuf femelles sont mortes avant d'avoir pu effectuer une mue après la greffe, deux autres après cette mue. Un seul exemplaire a fait deux mues après l'implantation : deux mues normales. Les oostégites permanents ont régressé au cours des deux mues qui ont suivi la castration et des deux qui ont suivi la greffe, de la forme *o. n. f. A. S. +* à la forme *o. n. f. A. S. —*. Ce résultat négatif s'explique facilement : d'une part, un ovaire entier, et plus, doit être nécessaire à la formation de marsupium comme le montrent les expériences suivantes ; d'autre part, les oostégites permanents ont vraisemblablement besoin d'avoir la forme d'activité sexuelle *o. n. f. A. S. +* avant de se transformer en oostégites fonctionnels

2) OVARIECTOMIES UNILATÉRALES.

Dix-neuf femelles sont castrées d'un seul côté. Le déroulement des cycles sexuels et l'évolution des oostégites temporaires et permanents des dix uniovariectomisées qui ont effectué au moins deux mues post-opératoires constituent le tableau XXIV. En période de reproduction, des mues normales s'insèrent en plus des mues intermédiaires entre les incubations. Ceci montre que si le taux d'hormone ovarienne est moitié moindre, il est inefficace. Ce résultat marque une différence nette entre l'*Aselle aquatique* et l'*Orchestia gammarella*, chez qui un petit fragment d'ovaire greffé à un castrat entraîne la formation des caractères sexuels temporaires.

TABLEAU XXIV

Type de mues post-opératoires et variations des oostégites permanents des femelles uniovariectomisées

Stade	N° des femelles	Date	Ovariectomie unilatérale	Taille des oostégites	Nombre de mues post.op.	Type de mue post-opératoire	Variations des oostégites permanents	Date Fin expérience
Pubères	58	16/1	8	onf AS	5	1° MP(ω) - MI 2° MP(ω) - MI 3° MN	onf AS + onf AS onf AS	18/4
en période de reproduction	8	30/1	4,5	onf RS	5	1° et 2° : MN 3° MP(ω) - MI 4° MN	onf RS — onf AS + onf AS — onf AS —	3/3
Pubères	6	23/1	7	onf AS +	3	1° - 2° MN 3° MP(ω)	onf AS	22/2
en période de repos sexuel	92	18/1	10	of	2	1° MI 2° MP(ω)	onf AS +	13/3
Pubères	54	21/9	5	o.f.	15	1° - MI 2° - 6° - MN 3° - 12° - MN 4° - 13° - 14° - MN 5° MP	onf AS + onf AS onf RS - onf AS onf A +	18/3
en période de repos sexuel	60	20/9	5	o.f.	11	1° MI 2° - 5° MN 3° - 6-11°	onf AS + onf AS onf RS	11/2
Pubères	55	21/9	5	o.f.	9	1° MI 2° - 5° MN 3° - 6-11° MN	onf AS + onf AS onf RS	29/1
en période de repos sexuel	59	20/9	5	o.f.	7	1° MI 2° - 5° MN 3° - 6-11° MN	onf AS + onf AS onf RS	2/1
Prépubères	90	6/12	4,5	onf. pi	5	1° - 5° MN	onf pr	15/2
Impubères	79	7/11	3	sans onf	2	1° MN 2° MN	onf invisibles onf pr	17/11

ω = oeufs ; AS = activité sexuelle ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; MP = mue parturienne ; of. oostégites fonctionnels ; onf = oostégites non fonctionnels ; Pi = poche incubatrice ; post.op. = post opératoire.

Le marsupium des femelles uniovariectomisées, quand il se forme, est complet. Ce fait montre que les différents éléments des caractères temporaires liés à la ponte et l'incubation sont induits par des taux d'hormone voisins.

IV. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Les castrations chirurgicales des femelles de Crustacés ne sont actuellement réalisées que chez quelques Peracarides : l'Amphipode *Orchestia gammarella* Pallas et quatre Isopodes : les Oniscoïdes *Armadillidium vulgare* Latr. et *Porcellio laevis* Latr., le Valvifère *Idotea baltica* Pallas, et l'Aselle aquatique. Les Oniscoïdes possèdent seulement des oostégites fonctionnels temporaires, et les Idotées des oostégites fonctionnels permanents. L'*Orchestia* comme l'Aselle présentent des oostégites permanents et des carac

tères sexuels temporaires liés à l'incubation ; de plus les expériences réalisées par H. CHARNIAUX-COTTON sur ce Talitre, en vue d'expliquer le déterminisme du sexe sont assez nombreuses pour qu'*Orchestia gammarella* soit actuellement le Crustacé de référence en matière d'endocrinologie sexuelle.

A. — Comparaison avec les Isopodes.

1) LES ONISCOÏDES.

Les Oniscoïdes ne possèdent pas d'oostégites non fonctionnels. A la puberté, le marsupium apparaît ; il est en général renouvelé et suivi de ponte, à chaque mue pendant la période de reproduction et il disparaît complètement pendant les mois de repos sexuel. Les oostégites des Oniscoïdes ne se présentent donc que sous une forme temporaire fonctionnelle.

Les castrations d'*Armadillidium vulgare* réalisées par TAKEWAKI et NAKAMURA (cent dix cas) conduisent à la suppression du marsupium dans 10 % seulement des cas et à sa persistance lors des mues post-opératoires dans 90 % des cas ; les auteurs concluent à l'indépendance de ces caractères sexuels vis-à-vis de l'ovaire. LEGRAND reprend les mêmes expériences sur le même matériel avec preuves histologiques à l'appui : sur dix femelles castrées, sept ne font plus que des mues normales, trois forment à nouveau une poche incubatrice à la seconde mue post-opératoire ; l'auteur trouve dans ces trois cas un très petit fragment d'ovaire en place. PATANE et DE LUCA, sur dix *Porcellio dilatatus* femelles castrés, n'obtient aucune formation de marsupium post-opératoire, après trois, quatre et cinq mues.

Les résultats obtenus par la castration d'*Asellus aquaticus* sont en parfait accord avec ceux qu'ont exprimés LEGRAND, ainsi que PATANE et DE LUCA : le déterminisme des caractères sexuels temporaires des Isopodes est sous le contrôle ovarien comme chez les Amphipodes.

Cette conclusion, peut-être un peu simple, implique une réalisation très incomplète des ovariectomies dans les expériences de TAKEWAKI et NAKAMURA. Ce fait surprend, car il est facile à l'opérateur de vérifier si l'ovaire est intact au moment de son extraction. De plus, ces auteurs sont les seuls à préciser qu'ils séparent l'ovaire de l'oviducte lors de la castration. Or, il existe chez les Oniscoïdes des groupes de cellules glandulaires contre l'oviducte (VANDEL, 1925)

et il serait intéressant de savoir si ces cellules sont touchées ou non au cours des différentes ovariectomies. Le déterminisme de la formation des oostégites (toujours temporaires) des Oniscoïdes n'est sans doute pas encore parfaitement résolu, mais jusqu'à preuve du contraire, on peut, avec LEGRAND et PATANE, le considérer comme ovarien. Le rôle indispensable que joue l'ovaire dans le déterminisme des oostégites temporaires de l'Aselle confirme pleinement cette interprétation.

2) IDOTEA BALTICA.

Les oostégites des Idotées naissent et grandissent durant la prépuberté et deviennent fonctionnels à la puberté. Chez l'adulte, le marsupium est toujours présent, c'est-à-dire que les oostégites de l'Idotée sont toujours fonctionnels et représentent un caractère sexuel permanent et non un caractère temporaire lié à l'incubation.

La castration prépubérale, réalisée par E. TINTURIER-HAMELIN (1961), n'empêche pas la formation du marsupium, mais provoque seulement un ralentissement de sa formation en trois, quatre, cinq ou six mues au lieu de deux. Il est logique de conclure que la formation des oostégites permanents (de l'Idotée est indépendante de l'ovaire ; ces résultats confirment parfaitement ceux que j'ai obtenu chez *Asellus aquaticus* au sujet des oostégites permanents.

B. — Comparaison avec les Amphipodes.

Il existe chez les femelles d'*Orchestia gammarella* des caractères sexuels permanents tels que les oostégites bordés de soies courtes et des caractères sexuels périodiques liés à l'incubation : les longues soies ovigères qui remplacent les soies courtes au bord des oostégites durant toute la période de reproduction.

Au sujet du déterminisme des caractères périodiques, les résultats obtenus chez *Asellus aquaticus* concordent parfaitement avec ceux que H. CHARNIAUX-COTTON obtient chez *Orchestia* (1952-53) ; ces caractères sont sous le contrôle des ovaires.

En revanche, le déterminisme des caractères permanents des femelles de ces deux Péracarides semblent bien différents. Chez *Orchestia gammarella*, la naissance d'oostégites après la greffe d'ovaire chez des mâles privés de leurs glandes androgènes prouvent que le déterminisme des caractères permanents est ovarien (1955 - 1957 b). De plus, un testicule de *Talitrus saltator* greffé chez un

mâle d'*Orchestia gammarella* privé de ses glandes androgènes est transformé en ovaire et parallèlement des oostégites naissent (cinq cas sur huit), même à la première mue post-opératoire (1963).

On peut toutefois noter que les oostégites persistent chez les femelles castrées (1952). Des oostégites naissent chez des *O. gammarella* mâles castrés, après la greffe de glandes androgènes de mâle de la même espèce, mais appartenant à des lignées de mâles porteurs d'oostégites (1957 a) : dans ce cas, les oostégites apparaissent en l'absence totale d'ovaire. Chez *Orchestia montagui* partiellement privé de glande androgène le testicule se transforme en ovaire, mais les oostégites ne se forment pas (H. CHARNIAUX-COTTON et T. GINSBURGER - VOGEL, 1962).

Le problème du déterminisme des caractères permanents de la femelle d'*Orchestia* n'est donc pas simple. Dans l'état actuel des recherches poursuivies, on peut conclure avec H. CHARNIAUX-COTTON que le déterminisme des caractères sexuels permanents des femelles d'Amphipodes est ovarien ; en cela, il s'oppose complètement au déterminisme des caractères permanents de l'Aselle femelle, rigoureusement indépendant des ovaires.

C. — Conclusion.

Les expériences de castration de *Asellus aquaticus* femelle permettent, pour la première fois, de montrer que le *déterminisme des caractères sexuels permanents d'un Crustacé femelle n'est pas ovarien*. On ne peut considérer ces oostégites permanents comme des caractères neutres inhibés chez les mâles, car les femelles d'Aselles masculinisées expérimentalement donnent toujours naissance à des oostégites au cours des mues successives. Les expériences de castration mettent en évidence, pour la première fois chez les Crustacés, le rôle positif que jouent des glandes voisines des orifices génitaux vis-à-vis de l'évolution des oostégites permanents ; ce résultat permet d'identifier ces formations endocrines comme des glandes appartenant à l'appareil génital femelle. On peut les nommer *glandes génitales sternales*. Cela ne signifie pas qu'elles déterminent à elles seules la formation des oostégites permanents.

Les expériences de castration des Aselles femelles démontrent également l'origine ovarienne du déterminisme des caractères sexuels périodiques, comme chez les Oniscoïdes et les Amphipodes. De plus, chez l'Aselle, ce déterminisme n'est pas strictement ovarien. En

effet, les oostégites fonctionnels temporaires ne peuvent normalement se former qu'après un accroissement de taille et un changement de forme des oostégites permanents ; comme les glandes génitales sternales des femelles jouent un rôle dans cette évolution des caractères permanents nécessaires à la naissance des caractères temporaires, on peut dire que le *déterminisme ovarien des grands oostégites d'incubation est subordonné à l'action des glandes génitales sternales sur les oostégites permanents.*

CHAPITRE III

IRRADIATIONS DES FEMELLES AUX RAYONS IONISANTS

I. — INTRODUCTION

La castration est une opération franche qui apporte des résultats plus nets que ne peuvent le faire les irradiations d'animaux aux rayons ionisants. En revanche, la castration chirurgicale mène à des résultats plus brutaux puisque chez l'Aselle femelle par exemple elle détruit à la fois l'ovaire avec la lignée germinale et les cellules folliculaires, l'oviducte et une partie de la glande sternale.

L'utilisation de l'action ionisante de certains rayons électromagnétiques sur les cellules, si fréquente en thérapeutique humaine, reste une méthode d'étude nuancée, extrêmement utile dans les cas où l'on ne peut chirurgicalement séparer et supprimer une partie d'un organe ou certaines cellules dispersées dans un organe. Les principes les plus généraux de cette méthode reposent sur les constatations suivantes (LACASSAGNE et GRICOUROFF, 1956) : les rayons agissent avec d'autant plus d'intensité sur les cellules que l'activité reproductrice de ces cellules est plus grande, que leur avenir caryocinétique est plus long, que leur morphologie et leurs fonctions sont moins définitivement fixées ; de plus, les différents seuils de radio-sensibilité d'un type de cellules donné varient avec les différentes catégories de rayons utilisés. Les structures moléculaires les plus sensibles dans la cellule sont celles des acides nucléiques. C'est pourquoi la mort de la cellule est précédée d'anomalies abortives de la division cellulaire et la suppression de la reproduction ; les cellules de la lignée germinale sont par excellence sensibles à l'action des rayons ionisants.

J'ai eu recours à la méthode des irradiations pour les raisons suivantes :

Sachant que dans le règne animal les éléments de la lignée germinale sont particulièrement radio-sensibles, on pouvait espérer supprimer les ovogonies sans nécroser les cellules folliculaires voisines et mettre ainsi en évidence l'action des cellules folliculaires sur les caractères sexuels liés à l'incubation ; en effet, les différents auteurs de travaux d'endocrinologie sexuelle des Crustacés attribuent à ces cellules folliculaires une action endocrine sans preuve élective à l'appui et sans pouvoir préciser si toutes les cellules folliculaires sont endocrines. La réalisation de castrations temporaires chez les femelles, obtenues par irradiation générale du corps ou irradiation du péréion, et des irradiations localisées aux différents segments thoraciques a permis d'éclaircir ce point.

Des expériences complémentaires d'irradiation de la région céphalique sont nécessaires, réalisées à des doses égales et supérieures à celles qui provoquent des castrations définitives. On connaît en effet l'action du complexe endocrinien pédonculaire et de la glande Y sur la sexualité des Décapodes et une homologie est établie entre les organes endocriniens céphaliques actuellement connus chez les Isopodes et ceux des Décapodes (deuxième partie, p. 70). Il est donc nécessaire de vérifier si ces centres sécréteurs céphaliques sont atteints ou non par les doses les plus fortes employées en irradiation généralisée à tout le corps.

Ce chapitre comprend successivement l'exposé des techniques utilisées, l'étude de l'action des irradiations générales, puis des irradiations localisées sur les caractères sexuels femelles, enfin l'anatomie microscopique des femelles irradiées et les conclusions.

II. — TECHNIQUES D'IRRADIATIONS UTILISEES

Les principales expériences sont effectuées aux rayons X. Cette méthode est préférable dans ce cas à l'exposition aux rayons du radium ; d'une part, les rayons X, arrêtés par de minces écrans de plomb permettent de réaliser des irradiations localisées ; d'autre part, les rayons X, dont l'émission est commandée à distance, sont moins dangereux pour l'opérateur que les émanations constantes du radium. Toutefois, sur le conseil de M. le Professeur VEILLET, j'ai repris la méthode de « castration » au radium employé en 1926 par V. HAEMMERLI-BOVERI sur l'Aselle afin d'avoir un point de comparaison réel avec les résultats obtenus antérieurement.

A. — Irradiations au radium.

1) DISPOSITIF.

Les femelles à irradier sont placées dans un cylindre de 4,5 mm sur 1 cm, réalisé dans une fine toile métallique qui leur sert de support. L'aiguille de platine contenant le radium, d'un diamètre extérieure de 3 mm, est maintenue dans l'axe du tube par les deux bouchons qui ferment cette chambre d'irradiation. Le cylindre est immergé dans l'eau d'un cristalliseur et l'ensemble est placé au centre d'une enceinte de sécurité en briques de plomb de 7 cm d'épaisseur.

2) DOSES.

L'aiguille contient 30 mg de bromure de radium. Le dispositif permet d'évaluer approximativement la distance du dos de l'Aselle au bord de l'aiguille : 1,5 mm à 2,5 mm, suivant la taille des femelles. En connaissant cette distance et en supposant que le sel de radium soit uniformément réparti sur 4 cm, dans le tube de platine, on peut tracer les courbes isodoses de rayons γ arrivant au niveau des animaux irradiés. Les doses calculées ⁽¹⁾ sont 500 r/h à 2,5 mm de la surface de l'aiguille et 750 r/h à 1,5 mm ⁽²⁾. Le temps d'exposition est donné approximativement dans les expériences d'HAEMMERLI-BOVERI.

3) IDENTIFICATION INDIVIDUELLE DES ASELLES.

Les femelles irradiées sont suivies durant un ou deux intermues en élevage individuel et irradiées par groupe ; c'est pourquoi une identification propre à chacune d'elle s'impose. Les figures représentées sur le pléotelson par les pigments mélaniques sont toutes différentes et parfaitement utilisables.

B. — Irradiations aux rayons X.

1) APPAREIL ET DISPOSITIF.

L'appareil utilisé ⁽³⁾ est équipé d'une ampoule de la Compagnie Générale de Radiologie, à anticathode de tungstène, fonctionnant

(1) Communication orale de D. BALESDENT : Laboratoire de chimie-physique E. N. S. I. C., Faculté des Sciences de Nancy.

(2) r/h : roentgen par heure.

(3) J'ai le plaisir de remercier M. VACHEZ, directeur général des Etablissements Vachez et Cie, qui a mis gracieusement à la disposition de notre laboratoire l'appareil à rayons X utilisé.

sous une tension de 60 kV et laissant passer une intensité de 3 mA ; dans ces conditions, les doses évaluées avec un appareil « Dosix » de la Compagnie Générale de Radiologie s'élèvent à 170 roentgen/minute à 3 cm de la fenêtre de l'appareil, c'est-à-dire à 6 cm de l'anticathode, distance minimale adoptée pour les irradiations.

Par mesure de sécurité, l'appareil est logé dans une pièce du sous-sol du laboratoire, les commandes étant placées à l'extérieur de la pièce. Une petite chambre d'irradiation est délimitée par un gros disque de plomb posé sur une table en face de la fenêtre de l'appareil et un cylindre en feuille de plomb de 4 mm d'épaisseur allant de la fenêtre de l'appareil au disque ; ce cylindre est coupé en deux dans le sens de la longueur et la moitié mobile donne accès à la chambre d'irradiation. Le dispositif permettant l'exposition des Aselles diffère selon le type d'irradiation.

a) *Irradiations générales.*

La mesure de la distance de l'anticathode à la surface à irradier est évaluée de la manière suivante ; en immergeant tout juste les Aselles et en plaçant une feuille morte dont la face inférieure leur sert de support, le dos des animaux touche le fond du cristalliseur ; la distance du corps des femelles à l'anticathode est égale à la distance du fond du cristalliseur à la fenêtre de l'appareil, plus 3 cm qui séparent la fenêtre de l'anticathode.

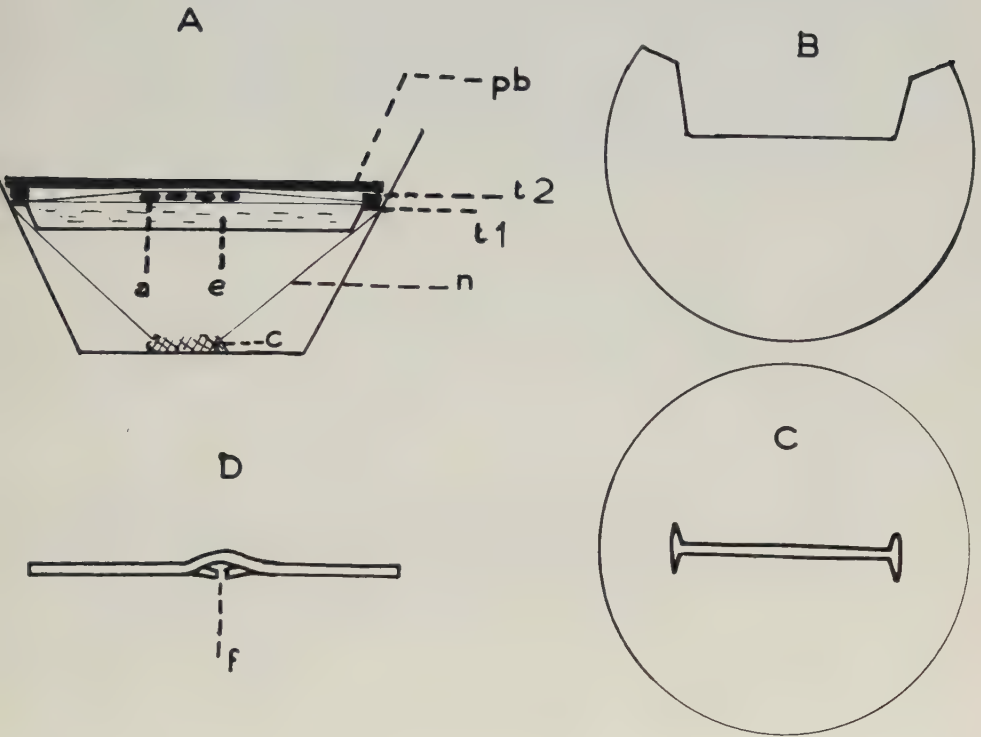
b) *Irradiations localisées* ⁽¹⁾.

J'ai utilisé la méthode classique aux écrans de plomb. Une épaisseur de 2 mm de plomb suffit largement à arrêter les 170 r/min. reçus. La disposition des animaux et des disques est la suivante (fig. 21) : dans un cristalliseur légèrement conique, on place à mi-hauteur un premier tambour de jersey de nylon tendu sur un anneau et fixé au cristalliseur ; de l'eau arrive au niveau de ce premier tambour. On dispose ensuite côte à côte les Aselles, anesthésiés aux vapeurs d'éther sulfurique, bien alignés ; un fil repaire passé en ligne droite dans le jersey du tambour constitue un repaire de la limite entre les deux zones irradiée et non irradiée ; des petits tampons de coton humide consolident la position des Aselles, ainsi qu'un second tambour de jersey de nylon posé sur le premier.

(1) M^{me} Fr. STÉPHAN m'a fait visiter les installations d'irradiations du Professeur WOLFF dans les Laboratoires de la Faculté des Sciences de Strasbourg et m'a montré le dispositif qu'elle utilisait pour des irradiations partielles (Fr. DUBOIS, 1949). Je lui exprime mes plus vifs remerciements.

FIG. 21

Dispositif utilisé au cours des expériences d'irradiations localisées aux rayons X



A. - Ensemble du dispositif en coupe. — B. - Disque de plomb évidé pour les irradiations du céphalon ou du péréion et du pléotelson. — C. - Disque de plomb préparé pour les irradiations par groupes de segments. — D. - Le même, vu de profil.

a : Aselles ; c : colle ; e : eau ; f : fente ; n : jersey de nylon ; pb : disque de plomb ; t_1 - t_2 : tambours.

L'écran de plomb est ensuite placé ; son diamètre est égal à celui des tambours si bien qu'il peut s'appuyer sur l'anneau du tambour et non sur le jersey. Pour les irradiations tête ou thorax, une partie du disque est évidée, limitée par une ligne droite que l'on place au-dessus du fil - repaire. Pour les irradiation par groupe de segments, une fente de 1 mm de large est faite dans le disque et se place au-dessus du fil - repaire.

2) IDENTIFICATION INDIVIDUELLE DES ASELES.

Elle est réalisée par les figures mélaniques du pléotelson comme dans les expériences précédentes.

3) CHOIX DES DOSES DE RAYONS X.

La plus grosse difficulté est de trouver pour un type de rayons utilisés, la dose en roentgen correspondant au seuil de sensibilité de l'organe ou des cellules que l'on cherche à détruire, car les doses supportées par les Arthropodes sont bien supérieures à celles qui provoquent des nécroses cellulaires chez les Mammifères. Quand j'ai réalisé ces expériences (1954 - 1955), seul CALLAN (1940) avait utilisé les rayons X pour castrer des femelles de Crustacés, des Crevettes. Mais des résultats semblables peuvent être obtenus chez des animaux zoologiquement voisins après application de doses très différentes (LACASSAGNE et GRICOUROFF) ; ainsi la stérilisation des ovaires de Rat nécessite 3.000 r et celle des ovaires de Souris 140 à 150. J'ai donc dû essayer toute une gamme de doses différentes avant de trouver celles qui provoquent des castrations chez l'Aselle.

La castration temporaire apparaît chez l'Aselle après réception de doses variant dans l'ensemble de 6.000 à 8.500 r (35 à 50 minutes d'exposition à 6 cm de l'anticathode) mais les femelles supportent bien 18.000 r. Depuis (1956), PATANE a obtenu des castrations de l'Oniscoïde *Porcellio laevis* avec 5.000 à 6.000 r GROSCH et ERDMAN (1955) au cours d'essais systématiques de l'action des rayons X sur *Artemia salina* notent une inhibition de la ponte entre 2.000 et 3.000 r.

Il faut souligner que la précision de ces doses est fort illusoire : des Aselles femelles de même taille, choisies au même stade de leur cycle sexuel répondent différemment à une même irradiation.

III. — ACTION DES IRRADIATIONS GÉNÉRALES SUR LES CARACTÈRES SEXUELS EXTERNES DES FEMELLES

Ces expériences sont réalisées au radium et aux rayons X.

A. — Castrations définitives au radium.

Cette expérience est conduite uniquement pour avoir un point de comparaison réel avec les résultats des irradiations réalisées en 1926 par V. HAEMMERLI-BOVERI sur le même Aselle.

1) EXPÉRIENCES.

Ces expériences sont menées de manière à respecter les trois principales conditions réalisées par V. HAEMMERLI-BOVERI : la dose de 30 mmg de bromure de radium, la durée totale de l'irradiation d'une trentaine d'heures, la faible distance de l'animal à la source des rayons ; dans ces conditions, les femelles reçoivent les rayons γ à des doses 15.000 à 22.500 r. Pour apporter plus de précision aux expériences antérieures, j'ai choisi le temps minimum de 32 h, réparti en deux périodes d'incubation de 16 heures ou 3 de 16, 8 et 8 heures, en deux jours seulement (au lieu d'une durée d'irradiation de 30 à 50 h en trois, quatre ou cinq séjours pendant un laps de temps variant de deux à vingt-quatre jours).

L'expérience porte sur quatre-vingt-dix femelles adultes ayant vécu plus de 48 h après l'irradiation et trente témoins ayant subi les mêmes manipulations. Les femelles sont choisies systématiquement aux différents stades des deux cycles d'intermue couvrant un cycle de reproduction. Ces irradiations sont effectuées en pleine période d'activité sexuelle entre le 15 avril et le 20 mai 1953 ; les derniers exemplaires sont morts en octobre.

2) RÉSULTATS.

Les principaux résultats sont les suivants :

a) *Caractères sexuels temporaires :*

Chez les femelles irradiées, la disparition de la vitellogénèse et des pontes d'une part, celle de tous les caractères liés à la ponte et l'incubation, d'autre part, sont parfaitement simultanées ;

les ovaires dégénèrent parallèlement ; ceci confirme les résultats d'HAEMMERLI-BOVERI.

Si l'irradiation a lieu après une mue parturielle, la mue intermédiaire s'effectue normalement et la femelle ne fait ensuite que des mues normales ; si l'irradiation a lieu après une mue intermédiaire, même au début du cycle de l'intermue, la femelle effectue une mue parturielle et la ponte correspondante une fois encore. La « castration » est donc définitive mais tardive. Les rayons γ du radium, aux doses fortes qui provoquent des castrations définitives n'affectent que les plus jeunes cellules endocrines de l'ovaire et en cela diffèrent des rayons X comme nous le verrons.

b) *Caractères permanents.*

Avec l'unique dose utilisée, les oostégites permanents acquis en période de reproduction, ont retrouvé progressivement la forme de repos sexuel. Ce résultat diffère tout à fait de ceux que les ovariectomies apportent à ce sujet puisque les castrats conservaient des oostégites permanents plus ou moins développés. L'action des rayons X à des doses variées permet d'approfondir cette question.

3) CONCLUSION.

La méthode de castration au radium, qui, à l'époque, et dans des conditions beaucoup moins strictes que celles que j'ai observées, avait eu un réel retentissement, paraît aujourd'hui bien imprécise et il est préférable de détailler les résultats des expériences d'irradiations aux rayons X sur la sexualité des Aselles.

B. — Irradiations générales aux rayons X.

L'étude séparée des castrations définitives et des castrations temporaires est sans intérêt, car les expériences apportent au sujet de la sexualité des femelles toute une série de résultats intermédiaires entre la reproduction normale et une « hypercastration » avec une régression des caractères permanents plus poussée qu'après la castration chirurgicale ou pendant la période de repos sexuel.

1) EXPÉRIENCES.

Ces irradiations sont réalisées en décembre 1954 et janvier 1955, début de la période de reproduction, puis en mars et avril au milieu de cette période. Les derniers exemplaires sont morts en octobre.

Les doses reçues par les femelles vont de 1.800 r (11 minutes d'exposition à 6 cm de l'anticathode) à 12.000 r (70 minutes) ; la moitié des animaux ont reçu de 7.500 à 8.500 r (45 à 50 minutes), doses qui provoquent des castrations temporaires.

Le manque de rigueur dans le parallélisme qui lie le taux des doses reçues aux réactions individuelles des femelles ne peut être pallié que par un grand nombre d'exemplaires en expérience : deux cent quatre-vingt-quinze femelles adultes sont irradiées en entier, chaque groupe d'animaux irradiés pendant le même temps comptant vingt individus environ. Vingt témoins, renouvelés après la mort de chacun d'eux sont suivis tout le temps qu'a duré l'expérience.

Irradiés et témoins sont élevés individuellement à 16° environ.

2) RÉSULTATS.

Sont envisagés successivement la survie, les caractéristiques principales de l'action des rayons X sur la sexualité des femelles, les résultats concernant le déterminisme des caractères sexuels externes ; l'histologie des femelles irradiées est étudiée après l'exposé des résultats complémentaires des irradiations localisées.

a) *Survie* :

Rang des mues suivant l'irradiation	Nombre de femelles vivantes après ces mues	Pourcentage
1	168	100
2	133	79
3	90	53,5
4	65	38,6
5	41	24,4
6	25	14,8
7	16	9,5
8	8	4,7
9	3	1,7
10	2	1,1
11	1	0,05

La femelle qui a mué onze fois a vécu six mois.

b) *Caractéristiques de l'action des rayons X sur la sexualité des Aselles femelles.*

— Le but initialement poursuivi qui consistait à essayer de toucher les éléments de la lignée germinale sans nécroser les cellules endocrines n'est pas pleinement atteint ; dans aucun cas n'est apparue plusieurs fois chez la même femelle, une poche incubatrice absolument normale qui ne fût accompagnée de l'évolution de la lignée germinale. Ceci signifie que les *seuils de radiosensibilité des cellules germinales et des éléments endocriniens ovariens sont voisins.*

— Les réponses individuelles des femelles à des doses identiques de rayons X sont variables : par exemple, la dose de 2.000 r ne perturbe généralement pas la reproduction, mais celle de 6.000 r non plus, exceptionnellement ; des castrations temporaires se manifestent souvent entre 4.000 et 8.500 r, mais une brève castration est arrivée à 2.000 r. Ces faits apparaissent dans le tableau XXVI, p. 183.

— Malgré le manque de fidélité dans les réactions des cellules radiosensibles, des faits intéressants sont mis en évidence :

Certains résultats s'apparentent à ceux qu'ont fait naître les castrations chirurgicales et permettent d'employer le terme de « castration aux rayons X ».

D'autres résultats sont totalement originaux :

Les *castrations temporaires*, suivies de la reprise de la fonction reproductrice, accompagnée de certains éléments seulement parmi tous les caractères sexuels formant la poche incubatrice.

Les « *hypercastrations* » avec des doses élevées de rayons X se manifestent par une castration suivie d'une régression anormalement poussée des oostégites permanents.

c) *Evolution des caractères sexuels et des cycles des femelles irradiées :*

Cas considérés : la disparition de la poche incubatrice et de la ponte ne suit pas immédiatement l'irradiation, surtout avec les doses faibles et moyennes ; certaines femelles ont encore fait une mue parturienne à la seconde mue qui suit l'irradiation. C'est pourquoi il est plus exact dans l'ensemble de considérer les cas des femelles qui ont mué au moins quatre fois : soixante-cinq cas.

TABLEAU XXV — Evolution des caractères sexuels des femelles après irradiations générales aux rayons X

Doses en roentgen	Répartition de 65 cas considérés	Caractéristiques chiffres	Vitello- genèse	Manifestation d'une action inhibitrice (+) ou non (-) sur les caractères externes :			
				Temporaires	Permanents	variantes :	
				Ouverture; Palette; grands o.g. : mxp : oosts. :	oost. : A.S. : R.S. :	sexuels :	
2 000 r	Reproduction normale	6	normale	-	-	-	-
à	Castration temporaire suivie d'une mue partielle normale	12	réduite	+ puis -	+ puis -	-	-
	Castration temporaire suivie d'une mue par- tielle anormale	6	réduite	+ puis -	+ puis -	-	-
	Castration "définitive" avec persistance des o.n.f. A.S.	27	absente	+ puis -	+ puis -	-	-
8 500 r	Castration "définitive" Acquisition des o.n.f. R.S.	6	absente	+ puis -	+ puis -	-	-
6 000 et 12 000 r	"Hypercastration" avec o.n.f. anormalement réduits	8	absente	+ puis -	+ puis -	-	-

mxp : maxillipède
o.g. : orifice génital

of : oostérites fonctionnels
onf AS : oostérites non fonctionnel d'Activité
sexuelle
onf RS : oostérites non fonctionnel de Repos
sexuelle.

L'évolution des caractères sexuels de ces exemplaires est résumée dans le tableau XXV. La voici :

— *Reproduction normale, mais intensité moindre de l'ovogénèse, six cas* : après irradiation à des doses de 2.000 (trois cas), 6.000 (deux cas) et même 7.300 (un cas), le nombre d'ovocytes pondus est inférieur à celui des témoins de même taille, ayant vécu aussi longtemps à 16°.

Dans les cinquante-et-un autres cas, il y a « castration » exceptionnellement à 2.000 r, plus souvent autour de 4.000, systématiquement après 6.000 r. La disparition de l'ovogénèse et des caractères sexuels temporaires est simultanée. Cette castration peut être temporaire (dix-huit cas) ou définitive (quarante-et-un cas) dans la limite des expériences ; parmi les derniers cas, il y a huit hypercastrations.

— *Castrations temporaires - dix-huit cas* :

Le tableau XXVI (p. 183) donne l'évolution des cycles sexuels individuels et des principaux caractères sexuels en fonction des doses reçues par ces dix-huit exemplaires.

Caractères et cycles sexuels pendant la castration :

L'arrêt de la fonction reproductrice se manifeste extérieurement au cours d'une période marquée par une à six mues normales provoquées. L'apparition d'une mue normale provoquée peut se produire à deux reprises différentes chez le même animal. Les oostégites permanents acquis pendant la castration temporaire ont la forme d'activité sexuelle plus ou moins marquée, mais jamais celle de repos sexuel.

Caractères fonctionnels acquis après la castration. Cycles d'incubation :

Rappelons que les principaux caractères sexuels temporaires de la femelle sont les suivants : la présence de quatre paires de grands oostégites concaves limitant ventralement le marsupium, de palettes soyeuses sur chaque maxillipède, l'élargissement des orifices génitaux, la formation d'une poche temporaire de l'oviducte, l'allongement de la durée de l'intermue couvrant l'incubation.

Dix femelles forment une poche incubatrice avec tous les éléments normaux.

Deux femelles forment des oostégites de grande taille, mais plats au lieu d'être concaves.

TABLEAU XXVI

Cycles et caractères sexuels des femelles castrées temporairement
aux rayons X

Doses de rayons X en roentgen	Date Irr.	N° des femelles	Cycles effectués et caractères sexuels acquis au cours des mues qui suivent l'irradiation										Date de la mort	Etat du marsupium à la reprise de l'activi- té reproduc- tive
			1ère	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème	8ème	9ème mues			
7310	1-4	X 15 x 8	MI	MN	MP								12-5	N
4000	10-6	X 30 x 42	MI	MP- 21 j	MI	MN	MP						9-9	N
7650	26-5	X 21 x 71	MI	MP 20 j	MI	MN	MPA						29-7	- p.m x p - o.int.
7180	10-6	X 27 x 156	MI	MN	MN	MP 27 j	MI	MN					1-12	N
6460	10-6	X 28 x 164	MP	MI	MN	MN	MP						27-9	N
7650	26-5	X 21 x 60	MI	MN	MN	MPA 24 j	MI						6-8	- p.m x p - o.int
7180	10-6	X 27 x 159	MI	MN	MN	MN	MP						6-9	N
8840	28-5	X 23 x 108	MI	MP- 23 j	MI	MN	MP						18-8	N
8500	13-5	X 20 x 13	MI	MP- 21 j	MI	MN	MN	MP					2-8	N
7650	26-5	X 21 x 32	MI	MP 22 j	MI	MN	MN	MP					7-9	N
7650	26-5	X 21 x 49	MP 24 j	MI	MN	MP 23 j	MI	MN	MP				28-9	N
6440	10-6	X 28 x 180	MI	MN	MP- 25 j	MI	MN	MN	MN				20-10	N
7310	1-6	X 24 x 126	MI	MN	MN	MN	MN	MN	MPA				6-9	p. m x p o. int
7650	26-5	X 21 x 19	MP 20 j	MI	MN	MP 21 j	MI	MN	MN	MP			21-9	N
7650	26-5	X 21 x 65	MI	MP 19 j	MI	MN	MP 22 j	MI	MN	MPA			20-8	p. m x p o. int.
8840	28-5	X 23 x 17	MP 20 j	MI	MN	MP 22 j	MI	MP 21 j	MI	MN	MN		28-10	N
8500	13-5	X 20 x 23	MI	MP 20 j	MI	MN	MN	MPA 24 j	MI	MN	MN		14-9	p. m x p o. int
7650	26-5	X 21 x 75	MI	MP 20 j	MI	MN	MN	MN	MN	MI	MPA		20-8	p. m x p o. int.

Les ♀ sont classées en fonction du nombre croissant de mues

Irr = irradiation ; MP ; mue parturienne ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale

o. int = oostégites intermédiaires entre la forme fonctionnelle et la forme non fonctionnelle
p. m x p = palette des maxillipèdes.

Six femelles forment une *poche incubatrice incomplète au cours d'une mue parturielle anormale*. Les oostégites sont intermédiaires entre la forme fonctionnelle et la forme permanente d'activité sexuelle ; les palettes des maxillipèdes sont normales et directement visibles car les oostégites, exceptionnellement, ne les cachent pas (fig. 22) ; les orifices génitaux sont larges. Il ne s'agit pas d'une inhibition locale de l'épithélium des oostégites, puisque l'épithélium des épipodites des maxillipèdes a proliféré normalement. Deux de ces six femelles ont vécu assez pour effectuer la mue intermédiaire correspondante à cette mue parturielle anormale ; la durée de leur cycle d'incubation est de vingt-quatre jours, chiffre voisin de la normale. Ces femelles ont pondu quelques œufs et il en restait dans les ovaires des femelles étudiées histologiquement.

— *Castrations définitives - trente-trois cas.*

Ces femelles ont effectué de quatre à onze mues après l'irradiation sans reformer de poche incubatrice et sans pondre.

FIG. 22

Mue parturielle anormale effectuée lors de la reprise de l'activité reproductrice qui suit une « castration » temporaire aux rayons X. Partie antérieure de l'exuvie d'une femelle de 8 mm de long.



ps : palette soyeuse des maxillipèdes ; oi : oostégites intermédiaires entre la forme fonctionnelle et la forme non fonctionnelle.

Leurs *oostégites permanents* ont acquis une forme de repos sexuel anticipé (six cas) ou bien ont persisté au cours des mues normales successives sous une forme d'activité sexuelle plus ou moins réduite (vingt-sept cas); le terme « définitif » employé arbitrairement dans les limites des expériences est vraisemblablement inexact dans un certain nombre de cas, la mort ayant empêché une éventuelle reprise de l'activité reproductrice.

— « Hypercastrations » - huit cas.

Chez huit femelles, après l'arrêt de la reproduction, les *oostégites permanents* ont acquis la forme de repos sexuel, puis une taille inférieure : 1/4 de la distance entre les coxas au lieu de 1/3. Dans aucun cas, les *oostégites* n'ont disparu, mais ces femelles n'ont effectué que deux à cinq mues normales avant leur mort. Elles avaient reçu des doses « fortes » 12.000 r environ dans quatre cas, et de 6 à 7.000 dans quatre autres cas. Le tableau XXVII donne leurs cycles et les caractères acquis au cours des différentes mues.

Cette régression des *oostégites permanents* est plus poussée que dans les cas d'ovariectomie, même pendant la période de repos sexuel.

TABLEAU XXVII

Cycles et caractères sexuels des femelles « hypercastrées »

Date de l'irradiation	Doses en roentgen	N° des ♀	Cycles et caractères sexuels acquis au cours des mues suivant l'irradiation						
			1ère	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème
10/6	6 000	X31 x 74	MI onf AS+	MN	MN	MN onf rud.			
10/6	6 500	X28 x 181	MI onf AS	MN onf AS-	MN onf AS-	MN onf RS	MN onf < RS	MN onf < RS	MN onf réd.
25/5	7 500	X21 x 16	MP of	MI onf AS-	MI onf AS-	MN onf < RS			
24/3	12 000	X8 x 29	MP of	MI onf	MI	MN onf RS	MN onf < RS	MN onf rud.	MN onf rud.
24/3	12 000	X9 x 42	MP of	MI onf	MN onf RS	MN onf < RS			
24/3	12 000	X10 x 49	MP of	MI onf	MN onf RS	MN onf < RS			
24/3	12 000	X10 x 47	MP of	MI onf AS	MN onf RS	MN onf rud.			

AS = activité sexuelle ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; MP = mue parturienne ; of : *oostégites* fonctionnels ; onf : *oostégites* non fonctionnels ; RS = repos sexuel.

C. — Discussion et conclusion.

Jusqu'à présent, les expériences d'irradiation aux rayons ionisants de femelles entières de Malacostracés, aux doses qui provoquent la castration, montrent que la disparition des caractères sexuels temporaires liés à la ponte et l'incubation correspondent à la dégénérescence ovarienne : V. HAEMMERLI-BOVERI (1926) sur *Asellus aquaticus* L., M.-L. LEROUX-LEGUEUX (1933) sur *Gammarus Duebeni* Lillj., CALLAN (1940) sur *Leander xyphias et squilla* SPAETH (1951) sur *Hyallela azteca* Saussure, PATANE et DE LUCA (1956) sur *Porcellio Lævis* Latr. Chez l'Entomostracé Phyllopode *Artemia salina* L., GROSCH et ERMANN (1955) obtiennent la disparition de l'ovogénèse sans modification de l'utérus malgré l'emploi de doses considérées comme fortes ; mais l'utérus des Phyllopodes n'est pas un caractère temporaire.

Les nouvelles expériences menées sur l'Aselle aquatique à des doses variées et sur un grand nombre d'exemplaires permettent, en plus, de classer les différents caractères temporaires en fonction de la quantité d'hormone nécessaire à leur formation, les oostégites fonctionnels demandant une quantité d'hormones plus grande que les autres caractères ; l'action de doses « fortes » des rayons X entraîne une régression anormale des caractères permanents ; ce résultat conduit à se demander quel organe endocrinien responsable de la formation de ces caractères est atteint par les rayons X ; par comparaison avec les résultats obtenus après la castration chirurgicale il est facile de penser aux glandes génitales sternales ; mais l'exposé des résultats des irradiations localisées et l'étude histologique des femelles irradiées est nécessaire avant de conclure.

IV. — ACTION DES IRRADIATIONS LOCALISEES SUR LES CARACTERES SEXUELS DES FEMELLES

Ces irradiations localisées sont effectuées dans un double but :

D'une part, savoir si les irradiations généralisées à l'Aselle femelle entier n'ont pas atteint simultanément l'ovaire et des centres endocriniens céphaliques agissant éventuellement sur la sexualité ; les irradiations localisées soit au céphalon, soit à l'ensemble péreion-pléon vérifient ce premier point.

D'autre part, chercher si une région particulière du tissu endocrinien de l'ovaire agit sur les caractères sexuels périodiques ;

les irradiations de groupes de segments thoraciques et du pléotelson seul sont réalisées à cet effet.

Seront étudiées successivement, les irradiations du céphalon, celles de l'ensemble péréion-pléon, puis les irradiations partielles du péréion.

A. — Irradiations localisées au céphalon.

1) EXPÉRIENCES.

L'écran de plomb qui recouvre les femelles laisse à découvert la tête et le premier segment thoracique en plus ou moins grande partie, car les ovaires n'arrivent pas jusqu'au bord antérieur du premier segment thoracique.

Les doses reçues par les femelles sont égales ou supérieures à celles qui provoquent les « hypercastrations » en irradiations générales, afin que la vérification soit pleinement probante : 12.000 à 17.000 r, soit 82 à 120 minutes d'exposition en deux fois à vingt-quatre heures d'intervalle afin d'éviter une anesthésie trop prolongée.

Vingt-sept femelles sont irradiées dans ces conditions. Elles sont adultes ou prépubères proches de la puberté (6,5 mm à 10 mm de long) et choisies au début de la période de reproduction annuelle ou peu de temps avant ce moment (de fin décembre à fin janvier 1955) : une est en incubation et vingt portent des oostégites non fonctionnels, *o.n.f.* A.S. +, A.S. ou A.S. —. Les élevages individuels sont maintenus à 16° environ. Les derniers exemplaires sont morts en avril.

Quinze femelles, anesthésiées, sont suivies individuellement et remplacées après leur mort et servent de témoins à toutes les expériences d'irradiation localisées.

2) RÉSULTATS.

a) *Action nulle des irradiations céphaliques sur les caractères sexuels des femelles en reproduction.*

Quinze femelles sur les vingt-et-une ont effectué au moins trois mues après l'irradiation et apportent des résultats :

Treize femelles ont assuré normalement leur fonction de reproduction : une incubait (X 53 x 34) ; les autres ont fait leur première mue parturielle au moment normalement attendu, soit

à la première mue (neuf cas), la deuxième (un cas) ou la troisième (deux cas). Sept d'entre elles ont effectué deux mues parturielles et quatre autres, trois mues parturielles. Toutes les pontes sont normales. Ces treize femelles mesuraient 8 à 10 mm au moment de l'expérience.

Deux femelles font exception (X 53, x 33 et x 35) : elles ont subi une castration temporaire marquée respectivement par deux, et une mue normale. Ces deux femelles étaient les plus jeunes (6,5 et 7,5 mm) et n'étaient pas encore en période de reproduction lors de l'irradiation.

Il faut souligner qu'aucun cas d'« hypercastration » n'est apparu, alors que ces hautes doses de rayons X les font apparaître lors des irradiations généralisées.

- b) *Dissociation des caractères temporaires chez les femelles prépubères ; caractères liés à la ponte d'une part, caractères liés à l'incubation d'autre part.*

Ces résultats sont apportés par les femelles X 53 x 33 et X 53 x 35. Après une courte castration temporaire, ces deux femelles ont fait chacune une mue apparemment normale, et en fait anormale (M. A.) car elles ont pondu seize œufs (x 33) et dix œufs (x 35) sans avoir formé de poches incubatrices. La dilatation des oviductes et des orifices génitaux, nécessaire à la ponte, s'est produite, mais les oostégites ont gardé la forme non fonctionnelle et les maxillipèdes n'ont pas formé de palette : les caractères liés à la ponte se sont développés, mais pas les caractères liés à l'incubation.

Interprétation : ces deux exemplaires mettent pour la première fois en évidence chez un Crustacé à yeux sessiles, l'action positive de certains centres endocriniens céphaliques sur la formation des caractères sexuels femelles liés à l'incubation. Ce résultat rappelle ceux qui sont obtenus chez deux espèces de Crabes juvéniles ou adultes, *Carcinus maenas* L. et *Pachygrapsus marmoratus* Fabr., au sujet du rôle du complexe endocrinien pédonculaire (G. CORNUBERT, N. DEMEUSY et A. VEILLET, 1952 ; G. VERNET-CORNUBERT et N. DEMEUSY, 1955) ; mais les expériences de castration chirurgicale des Aselles prouvent que ces sécrétions céphaliques n'agissent qu'accompagnées de l'action indispensable du tissu endocrinien des ovaires. Le fait que chez les femelles adultes en reproduction, les doses fortes de rayons X utilisées soit sans action, prouvent que le métabolisme de ces glandes céphaliques est plus actif avant la puberté ou avant la reprise annuelle de la

fonction reproductrice. Si la vitellogenèse et la ponte sont aussi sous l'influence indirecte de ce contrôle endocrinien céphalique (ce que ces expériences ne prouvent pas), elles demanderaient des doses d'hormone moindres que les caractères liés à l'incubation.

3) CONCLUSION.

La fonction reproductrice des femelles adultes en période d'activité sexuelle n'est absolument pas affectée par les rayons X en irradiations céphaliques à des doses presque doubles de celles qui sont efficaces en irradiations générales ; les expériences d'irradiations générales des Aselles gardent donc toute leur valeur au sujet du déterminisme des caractères femelles temporaires et permanents.

Ces expériences décèlent en outre le rôle positif que jouent certains centres endocriniens céphaliques sur les caractères sexuels temporaires liés à l'incubation, par l'intermédiaire de l'ovaire, avant l'entrée de la femelle dans le cycle annuel de reproduction.

B. — Irradiations localisées à l'ensemble péréion-pléotelson.

1) EXPÉRIENCES.

L'écran protecteur ne recouvre dans ce cas que la tête et le premier segment thoracique en plus ou moins grande partie. Les doses de rayons X reçues par les femelles correspondent aux doses maximales qui provoquent des castrations temporaires en irradiations générales : 7.500 r à 9.000 r, soit 45 à 53 minutes d'exposition, en une seule fois.

Les vingt-quatre femelles irradiées sont adultes (8 à 10 mm de long) et, en pleine période de reproduction (fin janvier 1955). Les témoins sont les mêmes que dans l'expérience précédente. L'élevage est maintenu à 16° environ.

2) RÉSULTATS.

Les vingt femelles qui ont mué plus de quatre fois réagissent de la manière suivante : reproduction normale dans six cas, castration temporaire dans cinq cas, avec reprise normale de la fonction reproductrice (trois cas) et apparition d'une poche incubatrice incomplète (deux cas), et castration définitive dans les limites de l'expérience, dans neuf cas.

a) *Action sur les caractères temporaires liés à la ponte et à l'incubation :*

— *les faits :* les résultats sont apportés par les trois femelles qui ont effectué des mues parturielles anormales, après la castration (X 54 x 43, X 54 x 42) ou avant la castration (X 56 x 60).

x 43 après deux castrations temporaires, a refait chaque fois une mue parturielle avec tous les éléments du marsupium mais la première fois, elle a pondu un œuf, la seconde fois, aucun et ses ovaires ne présentaient pas de gros ovocytes.

x 42 a effectué deux mues parturielles anormales (M. P. A.) séparées par une mue intermédiaire : la première M. P. A. a fait naître les palettes des maxillipèdes avec des soies courtes, mais les oostégites ont conservé la forme permanente (o.n.f. A.S. +) ; sa seconde M. P. A. a fait apparaître des palettes soyeuses normales et des oostégites d'une taille supérieure à celle des plus grands oostégites permanents ; dans aucun cas, cette femelle n'a pondu.

x 60 a également formé au cours d'une M. P. A. les palettes soyeuses des maxillipèdes tout en gardant les oostégites permanents (o.n.f. A.S. +) ; son ovaire gauche était plein de gros ovocytes.

— *Interprétation :* Ces trois cas s'ajoutent aux six cas de mues parturielles anormales provoquées par les irradiations générales aux doses qui entraînent des castrations temporaires, et prouvent deux faits :

D'une part, le classement de l'apparition des différents caractères fonctionnels en fonction du taux d'hormone ovarienne reçu reste le même ; la quantité d'hormone inductrice des oostégites fonctionnels est supérieure à celle qui fait naître les palettes soyeuses des maxillipèdes ; x 42 permet de préciser que la longueur normale des soies plumeuses de la palette demande un taux d'hormone intermédiaire.

D'autre part, ces cas, plus que les précédents, soulignent l'indépendance de l'intensité de la vittellogénèse par rapport au caractère externe lié à la ponte et à l'incubation avec, à l'extrême, une poche sans ponte (x 43) ou des gros ovocytes sans poche (x 60). Mais il ne faut pas confondre intensité de la vittellogénèse et faculté d'effectuer la vittellogénèse ; le premier fait dépend du nombre de jeunes ovocytes et correspond à un caractère sexuel primaire au sens classique du terme, tandis que la possibilité d'effectuer la vittellogénèse apparaît comme un caractère sexuel secondaire dépendant des cellules endocrines ovariennes, avant et

en même temps que les caractères temporaires externes. Dans la majorité des cas, il y a vitellogenèse et caractères externes incomplets, ce qui prouve que la faculté d'effectuer la vitellogenèse demande un taux d'hormone moindre que la formation normale des oostégites.

b) *Action sur les caractères permanents.*

Les onze femelles qui ont effectué au moins deux mues normales après une mue intermédiaire apportent seules des résultats quant à l'évolution des oostégites permanents. Les oostégites permanents gardent une forme d'activité sexuelle (o.n.f. A.S., o.n.f. A.S. —) sauf x 51 qui acquiert des oostégites de repos sexuel, mais à la mi-juillet, ceci est normal pour une femelle de 9 mm.

Ces faits prouvent que les doses de rayons X qui provoquent une castration temporaire ou définitive ne laissent pas simultanément l'organe responsable de l'évolution des oostégites permanents.

3) CONCLUSION.

Ces expériences complémentaires des irradiations céphaliques ne font qu'ajouter des exemples supplémentaires aux différents résultats obtenus par irradiation généralisée aux doses qui provoquent des castrations temporaires.

C. — **Irradiations partielles du péréion et du pléotelson.**

1) EXPÉRIENCES.

Les femelles anesthésiées sont alignées sous l'écran de plomb portant une fente de 1 mm de large ; dans ces conditions, deux segments environ sont irradiés en même temps. Les doses reçues par les femelles sont celles qui provoquent en irradiations généralisées des castrations temporaires, soit 8.500 r environ, en une seule exposition ;

Quatre-vingt-quinze femelles adultes de 7 à 10 mm de long sont irradiées dans ces conditions en pleine saison de reproduction, entre le 23 mars et le 12 mai 1955 et sont suivies jusque fin juillet. Les témoins sont les mêmes que précédemment. L'élevage est maintenu à 16° environ.

TABLEAU XXVIII

Cycles et caractères sexuels des femelles irradiées au niveau de deux segments du péron ou au niveau du pléotelson (8 500 roentgen)

Segment irradiés	Date de l'irr.	N° des ♀	Cycles effectues et caractères acquis au cours de mues qui suivent l'irradiation							Date de la mort des ♀
			1ère	2ème	3ème	4ème	5ème	6ème	7ème	
2 ^{me} et 3 ^{me}	1-5	X69 x 37	MI	MP	MI	MP				11-7
	1-5	X69 x 64	MP	MI	MP	MI	MP			19-7
3 ^{me} et 4 ^{me}	9-5	X67 x 2	MP	MI	MP	MI	MP			18-6
	9-5	X68 x 13	MI	MP	MI					22-5
	10-5	X69 x 12	MP	MI	MP	MI				12-6
4 ^{me} et 5 ^{me}	9-5	X67 x 1	MP	MI	MP	MI	MP			13-6
	10-5	X69 x 38	MP	MI	MP	MI	MP			15-6
5 ^{me} et 6 ^{me}	9-5	X67 x 5	MP	MI	MP	MI				10-6
	10-5	X69 x 41	MP	MI	MP	MI				19-7
	10-5	X69 x 47	MI	MN	MN					5-6
	17-3	X60 x 116	MN	MN	MP	MI	MP			22-6
6 ^{me} et 7 ^{me}	17-3	X62 x 125	MI	MP	MI	MP				4-7
	17-3	X62 x 126	MI	MP	MI	MP				20-6
	17-3	X62 x 132	MP	MI	MP	MI	MP	MI		1-7
	17-3	X62 x 134	MI	MP	MI	MP				6-5
	24-3	X63 x 131	MP	MI	MP	MI	MP	MI	MP	19-7
Abdomen	24-3	X63 x 133	MI	MP	MI	MP				19-5
	25-3	X65 x 96	MP	MI	MP					21-5
	29-3	X66 x 66	MP	MI	MP	MI				2-6
	9-5	X68 x 21	MI	MP	MI	MP				11-7

irr = irradiation ; MI = mue intermédiaire ; MN = mue normale ; MP = mue partielle

2) RÉSULTATS (tableau XXVIII).

Ils sont fort simples : toutes les femelles sauf une, ont normalement assuré leur fonction de reproduction. Le tableau XXVIII donne les cycles et caractères sexuels acquis par les femelles qui ont effectué au moins quatre mues après l'irradiation, soit vingt cas. La femelle X 69 x 47, irradiée au niveau des cinquième et sixième segments a effectué deux mues normales. L'irradiation du pléotelson est également sans action sur la sexualité.

Il est donc nécessaire que les ovaires soient irradiés en entier ou en grande partie pour qu'une castration temporaire apparaisse. *Le tissu endocrinien de l'ovaire est donc réparti sur toute la longueur de l'organe.* Il faut souligner que la femelle x 47 qui, seule, a effectué des mues normales, a reçu les rayons X au niveau des cinquième et sixième segments, zone qui héberge les deux glandes génitales sternales.

3) CONCLUSION.

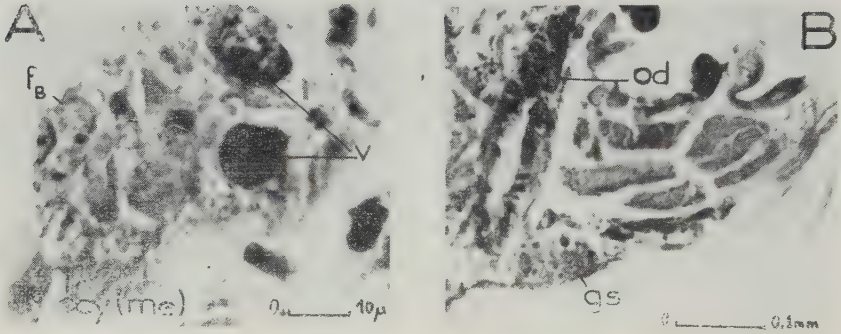
L'identification dans l'ovaire de la répartition du tissu endocrinien n'a pu être réalisée par la méthode de greffe de différentes régions de l'ovaire chez les femelles chirurgicalement castrées. Ces expériences d'irradiation partielle du péréion, comparée à celle des irradiations générales comblent cette lacune et montrent que les cellules endocrines des ovaires ne sont pas localisées en un point particulier de l'organe.

V. — ACTION DES IRRADIATIONS SUR L'APPAREIL GENITAL INTERNE DES FEMELLES

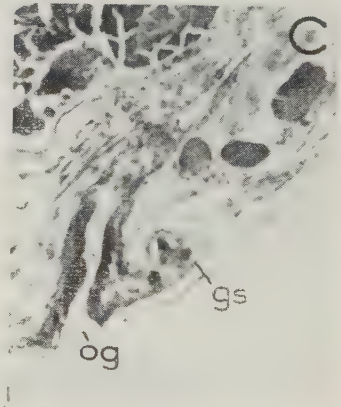
Neuf cas sont étudiés : un après irradiation de la tête (X 53 x 30), huit après irradiation générale. Le tableau XXIX (p. 197) donne les cycles sexuels qui ont précédé la fixation et l'état des caractères sexuels externes et des différentes régions de l'appareil génital interne au moment de la fixation. Les exemplaires irradiés en entier sont classés de cette manière : fixation avant la manifestation externe de la castration (X 7 x 38), au début de cette manifestation (X 2 x 11) et après la castration (six cas) ; ces six cas sont classés en fonction de l'état de régression des oostégites au moment de la fixation. Les colorations sont faites au trichromique de Masson-Foot.

FIG. 23

Histologie des femelles irradiées
aux rayons X



A. - X 21 x 75 : castration temporaire ; zone de l'ovaire partiellement régénérée 87 jours après une irradiation à une dose de 7.600 roentgen : ovocytes I en prophase de méiose (me), cellules folliculaires du type B (f_B) ; reste de vitellus des ovocytes dégénérés (v). — B. - X 27 x 152 : castration vraisemblablement temporaire 73 jours après une irradiation à une dose de 5.800 roentgen ; glande sternale (gs) normale ; od : oviducte. — C. - X 2 x 11 : début d'une castration vraisemblablement définitive, 78 jours après une irradiation à une dose « forte » (3 h. à 14 cm de l'anticathode) : glande sternale (gs) réduite ; cytoplasme des cellules anormalement vacuolaire (vc) ; og : orifice génital.



B. et C. : même échelle.

A. — Après irradiation de la tête.

X 53 x 30 a reçu 17.000 r et a effectué trois mues parturIELLES après l'irradiation ; elle est fixée après la dernière M. P., 79 jours après l'irradiation ; aucune modification anatomique n'est décelable au niveau des différentes régions cérébrales : l'appareil génital correspond à celui des femelles témoins en fin d'incubation.

B. -- Après irradiations générales.

1) FIXATION AVANT OU AU DÉBUT DE LA MANIFESTATION EXTERNE DE LA CASTRATION (fig. 23).

Les deux femelles étudiées ont reçu des doses assez fortes qui provoquent des castrations définitives, chez les exemplaires ayant vécu plus longtemps.

X 7 x 38 est fixée fin avril, huit jours après une M. P., trente-sept jours après l'irradiation : les ovaires contiennent des ovocytes d'une taille normale de 15 à 20 μ , mais sans aucune des figures habituelles de la prophase de la méiose ; les cellules folliculaires sont très rares ; l'oviducte est anormalement mince, sans esquisse de poche temporaire ; les glandes sternales sont nettes.

X 2 x 11 est fixée en juin, huit jours après la première M.N provoquée, soixante-dix-huit jours après l'irradiation : les ovaires sont presque vides, avec quelques restes de vitellus, les oviductes sont étroits ; les glandes sternales sont anormalement réduites.

Ces deux cas mettent en évidence l'action *directe* des rayons X sur les ovocytes et les cellules folliculaires et les glandes sternales.

2) FIXATION APRÈS LES MANIFESTATIONS EXTÉRIEURES DE LA CASTRATION - Six cas ayant reçu des doses moyennes de rayons X.

a) Femelles reprenant leur activité reproductrice lors d'une mue parturienne anormale M. P. A. (fig. 23).

X 21 x 71 et X 21 x 75, après une castration temporaire, ont fait une M. P. A. caractérisée par l'ouverture des orifices génitaux, la formation de la palette soyeuse des maxillipèdes, et d'oostégites intermédiaires entre la forme temporaire et la forme permanente ; ces femelles n'ont pas pondu. La fixation a lieu respectivement sept et trois jours après cette mue : les deux ovaires (x 71) ou un seul (x 75) renferment des ovocytes prêts à être pondus ; du côté de la région germinative des zones *partiellement* développées contiennent des ovocytes au début de leur première phase d'accroissement et des cellules folliculaires du type B, de taille et d'aspect normal ; la poche temporaire des oviductes n'est pas dilatée : les glandes sternales sont morphologiquement normales chez x 71.

Si cette seconde poussée des ovocytes et des cellules folliculaires correspondantes faisant suite à la castration temporaire est partielle, la première poussée qui a suivi la castration était certai-

nement partielle et dans les proportions moindres sans doute. La formation incomplète de la poche incubatrice dans l'intermue qui a précédé la mue parturielle anormale, correspond à cette première poussée partielle de cellules folliculaires ; la dose d'hormone folliculaire sécrétée n'a pu atteindre le taux nécessaire à la formation de tous les éléments du marsupium, mais seulement des plus compétents à réagir (palette des épipodites - élargissement des orifices).

b) *Femelles ayant acquis des oostégites permanents réduits*
(o. n. f. R. S.).

X 24 x 127 et X 27 x 56 sont fixées pendant le repos sexuel, respectivement 140 et 170 jours après une irradiation aux doses « moyennes » ; toutes deux ont acquis des oostégites de repos sexuel dont la régression est particulièrement marquée : leurs ovaires assez réduits, ne contiennent que la zone germinative, des ovocytes de petite taille et des cellules folliculaires du type A, des oviductes étroits et des *glandes sternales extrêmement réduites* ; or, des femelles normales en repos sexuel possèdent des ovocytes plus développés, des cellules folliculaires A et B, des glandes sternales plus volumineuses.

Cette réduction notable des glandes sternales des femelles fixées qui portent des oostégites permanents les plus réduits, apporte un élément en faveur de l'action positive des glandes sternales sur le développement des caractères sexuels permanents, élément qui s'ajoute aux résultats déjà obtenus après les ovariectomies. Il faut, en outre, souligner l'absence des cellules folliculaires du type B (qui caractérise la phase sécrétrice) parallèlement à la réduction des glandes sternales.

c) *Femelles conservant des oostégites permanents caractéristiques de l'activité sexuelle, o.n.f. A.S. et A.S. — (fig. 23).*

X 27 x 152 et X 29 x 2 ont effectué respectivement quatre et six mues normales en conservant des oostégites permanents o.n.f. A.S. (x 152) ou A.S. — (x 2) ; elles sont fixées 73 et 74 jours après une irradiation à dose « moyenne » : les ovaires contiennent une zone germinative, des ovocytes à la fin de la première phase d'accroissement de taille et les cellules folliculaires correspondantes des types A et B ; les oviductes sont étroits.

Mais des éléments génitaux bien différents caractérisent ces deux femelles dont les oostégites ont sensiblement le même aspect : chez X 27 x 152, les ovaires contiennent des ovocytes de 200 µ,

Type d'irr. :	Date en irr. :	N° :	Cycles sexuels :	Caractéristiques :	Date :	Durée :	Aspect :	Oviducte :	Lignée germinale :	Cellules folliculaires :	Glandes séminales :
roentgen :	irr. :	♀ :	après l'irradiation :	de la castration :	fix. :	irr. - flors de la :	global de l'ovaire :		Zone germinat. :	Ovocytes :	sternales :
irr. tête : 17 000	22-12	X53 x 30	MP-MI-MP-MI	Absente.	9-3	79	N	p.t.	N	N	A et B
			MP - 22 j.	Reproduction normale				marquée			
irr. g. : dose forte	22-3	X7 x 38	MI-MP-8 j.	début castration (interne)	28-4	37	vide	mince	vide	sans fig. méiose : N-15-20µ	A
											N
irr. g. : dose forte	22-3	X2 x 11	MI-MP-MI-MN	début castration (externe)	10-6	78	vide	moyen	vide	reste de vitellus	0
											réduite
irr. g. : 7 600	26-5	X21 x 71	MI-MP-MI-MN	castration temporaire	6-8	70	palette mpx o.n.f. AS ++	moyen	partielle	300 µ non pondus : breuses	A et B
			MPA - 7 j.								N
irr. g. : 7 600	26-5	X21 x 75	MI-MP-MI-5 MN	castration temporaire	23-8	87	palette mpx o.n.f. AS++	large	active	30 µ fig. méiose peu pondus : breuses	A et B
			MPA - 3 j.					partiellement p.t.			N
irr. g. : 5 800	10-6	X27 x 152	MI-4 MN	castration temporaire ?	23-8	73	o.n.f. AS	moyen	N	1° ph. d. : 200 µ max. peu pondus : breuses	A et B
											N
irr. g. : 1 870	10-6	X29 x 2	MI-6 MN	castration définitive ?	24-8	74	o.n.f. AS-	moyen	présente	1° ph. d. : 50 à 80 µ max.	A et B
											réduite
irr. g. : 7 600	1-6	X24 x 127	MP-MI-3 MN	castration définitive	20-10	140	o.n.f. RS-	réduit	présente	20-30 µ max.	A
											réduite
irr. g. : 5 800	10-6	X27 x 156	MI-2 MN-MP	castration définitive	1-12	170	o.n.f. RS-	presque vide : paroi plissée		40 µ max.	A très minuscules
			MI-MN								réduite

Nota - Les femelles sont classées en fonction du degré d'importance croissant de la castration.

Abbréviations : Irr. = irradiation; fix. = fixation; g. = générale; MI = mue intermédiaire; MN = mue normale; MP = mue partielle; MPA = mue partielle normale; N = normal; o.f. = oostégites fonctionnels; o.n.f. AS = oostégites non fonctionnels d'activité sexuelle; o.n.f. RS = oostégites non fonctionnels de repos sexuel; p.t. = poche temporaire des oviductes; mpx = maxillipède; ph. d. = phase de développement des ovocytes.

proche de la maturité, et les glandes sternales sont bien développées ; chez X 29 x 2, il n'y a pas de gros ovocytes et les glandes sternales sont réduites. Il est facile de penser que si elles avaient vécu plus longtemps x 152 n'aurait subi qu'une castration temporaire et x 2 une castration définitive.

C. — Conclusion.

L'étude de l'anatomie microscopique des neuf femelles étudiées montre que :

L'irradiation de la tête des adultes en reproduction est sans action sur l'appareil génital interne.

La formation d'un marsupium incomplet correspond à un développement partiel des cellules folliculaires du type B.

La régression des oostégites permanents est parallèle à la régression des glandes sternales.

VI. — RESUME DES RESULTATS APPORTES PAR LES EXPERIENCES D'IRRADIATION, EN COMPLEMENT DES EXPERIENCES DE CASTRATION CHIRURGICALES

Les expériences d'irradiations générales et localisées des femelles d'*Asellus aquaticus* apportent des précisions sur l'identification du rôle endocrinien des cellules folliculaires de l'ovaire et celui des glandes génitales sternales ; elles permettent aussi de classer les caractères sexuels temporaires des femelles en fonction des taux relatifs et de l'origine des hormones inductrices de la formation de ces caractères.

A. — Identification des glandes endocrines de l'appareil génital femelles.

1) LES GLANDES GÉNITALES STERNALES :

Les expériences d'ovariectomie montrent que le déterminisme des oostégites permanents des femelles n'est pas ovarien et soulignent le rôle positif que jouent les glandes sternales dans le développement des caractères permanents de l'adulte.

Les irradiations générales arrivent à provoquer des castrations suivies d'une régression des oostégites permanents plus poussée que chez les femelles ovariectomisées et que chez les femelles en plein repos sexuel. L'hypothèse de l'action de glandes endocrines céphaliques sur ces caractères est écartée ; en effet, des irradiations de la tête des femelles en reproduction à des doses doubles de celles qui provoquent les castrations est sans aucun effet sur les oostégites ni sur la structure de l'appareil génital. En revanche, l'anatomie microscopique de deux femelles irradiées en entier et ayant acquis des oostégites permanents régressés révèle une réduction des glandes génitales sternales. Le rôle positif que jouent ces glandes sur l'évolution des caractères permanents des femelles adultes est confirmé.

Ce résultat oppose les Isopodes aux Amphipodes puisque H. CHARNIAUX-COTTON (1955, 1957 B, 1963) estime que le déterminisme de la formation des oostégites d'*Orchestia gammarella* est ovarien.

2) LES CELLULES FOLLICULAIRES DES OVAIRES :

Les ovariectomies bilatérales démontrent que *l'ovaire joue un rôle indispensable dans le déterminisme des caractères sexuels temporaires liés à l'accouplement, la ponte et l'incubation*, et que la dose efficace d'hormone ovarienne est sécrétée pendant la seconde phase d'accroissement des ovocytes, au premier quart de la phase C du cycle d'intermue qui précède la mue parturielle.

Les expériences d'irradiation permettent d'identifier les cellules folliculaires comme la source de l'hormone ovarienne :

a) *Le tissu endocrinien de l'ovaire est réparti tout le long de l'organe.*

Les irradiations des métamères péréioniques des femelles en reproduction, par groupe de deux segments sont sans action sur la sexualité, aux doses qui provoquent des castrations temporaires en irradiations générales. Ceci montre que le tissu endocrinien de l'ovaire n'est pas localisé en un endroit précis, mais réparti dans tout l'organe. En effet, la mince paroi conjonctive de l'ovaire ne peut jouer qu'un rôle protecteur et non sécréteur. Les éléments de la lignée germinale ne sont pas mis en cause car dans le règne animal aucun exemple de sécrétion d'hormone sexuelle par des ovogonies ni ovocytes n'est connu. Seules les cellules folliculaires peuvent donc jouer ce rôle endocrinien.

- b) *L'activité endocrine de l'ovaire de l'Aselle doit être exercée par la presque totalité des cellules folliculaires de l'ovaire pour déterminer l'apparition normale des caractères sexuels temporaires.*

L'ovariectomie unilatérale supprimant la moitié du capital endocrinien, peut entraîner la disparition momentanée de la poche incubatrice avec apparition d'une mue normale au lieu d'une mue parturielle.

Les castrations temporaires aux rayons X apportent les précisions suivantes : l'anatomie microscopique des femelles qui effectuent une mue parturielle incomplète à la reprise de l'activité reproductrice qui suit une castration temporaire, révèle la présence de cellules folliculaires normales mais peu nombreuses.

Ce fait s'oppose aux résultats obtenus sur *Orchestia gamma-rella* chez qui une petite fraction d'ovaire entraîne la formation de soies ovigères chez les femelles castrées (CHARNIAUX-COTTON, 1953). L'Aselle diffère également des Oniscoïdes ; des ovariectomies incomplètes ayant laissé un petit fragment d'ovaire en place chez deux femelles d'*Armadillidium* sont suivies de mues parturielles (LEGRAND, 1955 b).

3) ACTION SIMULTANÉE DES GLANDES GÉNITALES STERNALES ET DES CELLULES FOLLICULAIRES.

Les expériences d'ovariectomie montrent qu'en l'absence d'ovaire, les oostégites permanents, peuvent atteindre au maximum la forme o.n.f. A.S., parallèlement à la régénération des glandes génitales sternales, et pas la forme o.n.f. A.S. +, acquise normalement à chaque mue intermédiaire.

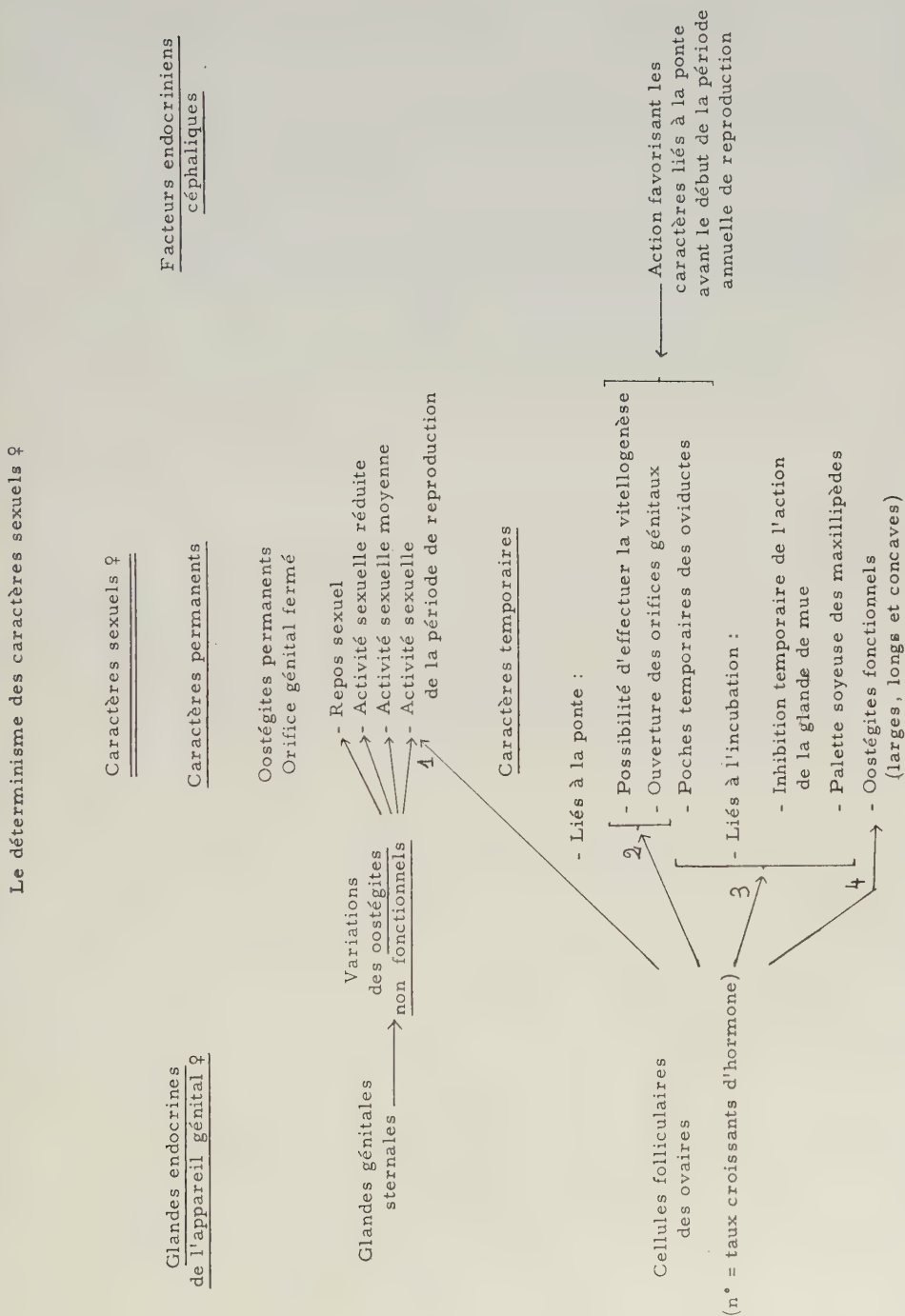
Chez les femelles irradiées formant une poche incubatrice incomplète après une castration temporaire, les oostégites anormaux formés sont à peine plus grands que ceux du type o.n.f. A.S. + et correspondent à une sécrétion folliculaire réduite.

Ceci laisse supposer qu'une action double des glandes sternales et des cellules folliculaires (à faible dose) est à l'origine de la formation des oostégites permanents du type o.n.f. A.S. + qui naissent lors de chaque mue intermédiaire.

Dans l'état actuel des expériences, rien ne permet d'affirmer ou d'infirmer que cette double action endocrine ne persiste durant toute la période de reproduction.

B. — Classification des caractères sexuels des femelles en fonction de l'origine et du taux des facteurs endocriniens nécessaires à leur formation (Tableau XXX).

TABLEAU XXX



CHAPITRE IV

MORPHOLOGIE ET PHYSIOLOGIE DES GLANDES ENDOCRINES DE L'APPAREIL GENITAL FEMELLE

Les résultats expérimentaux exposés dans les chapitres précédents permettent d'identifier deux formations endocrines appartenant à l'appareil génital femelle : les cellules folliculaires et les glandes génitales sternales. Leur étude constitue ce chapitre.

I. — LES CELLULES FOLLICULAIRES DES OVAIRES

A. — Morphologie et physiologie (fig. 3, p. 32).

Les cellules folliculaires de l'ovaire de *Asellus aquaticus* sont de petites cellules réparties tout le long de l'ovaire entre les ovogonies et les ovocytes. Elles se présentent sous des aspects et des tailles variées, parallèlement à l'évolution cyclique de l'ovaire : cycle de reproduction d'une mue parturienne à une autre et cycle sexuel annuel. Il est préférable d'étudier les formes rencontrées en fonction de cette évolution :

1) ORIGINE :

Il est difficile d'affirmer que leur origine est germinale ou bien qu'elle est somatique. Les cellules se multiplient par mitose et ce fait est en faveur d'une origine somatique. En revanche, leur morphologie se confond avec les ovogonies dans le germigène, si elles existent déjà dans cette région de l'ovaire ; leurs seuils de

sensibilité aux rayons ionisants sont les mêmes car la suppression de l'ovogénèse et celles des caractères temporaires sous la dépendance de ces cellules folliculaires est toujours simultanée ; ces deux faits sont en faveur d'une origine germinale.

2) EVOLUTION CHEZ LES FEMELLES JUVÉNILES ET PRÉPUBÈRES

Des coupes effectuées chez des jeunes individus originaires de la station n° 2 et fixés le 18 juin 1959 permettent de constater les faits suivants : bien avant l'apparition des caractères sexuels externes qui marquent la prépuberté le sexe des gonades est identifiable par la place des gonades dans le corps des jeunes Aselles.

A la première mue qui suit la sortie du marsupium, le jeune Aselle acquiert sa septième paire de pattes et mesure $1 \text{ mm} \pm 0,1$ (dans cette population) ; les ovaires sont identifiables par leur place au milieu du péréion, contre le septum qui sépare la cavité péricardique de la cavité abdominale. Il n'y a pas de différences morphologiques entre les différentes cellules de l'ovaire à ce stade.

L'accroissement de taille du cytoplasme et du noyau qui caractérise le début de la formation des ovocytes est visible chez des femelles de 2 mm de long. Les cellules folliculaires sont alors identifiables : un noyau ovoïde basophile d'une longueur de 3μ environ et peu de cytoplasme.

Leur nombre augmente progressivement et parallèlement au nombre d'ovocytes pendant la prépuberté (les plus petits oostégites sont visibles sur des femelles de 3,5 mm). La fin de la prépuberté (femelle de 4 mm à 5,5 mm) est marquée dans l'ovaire par une évolution des cellules folliculaires qui ressemble exactement à l'évolution cyclique d'une ponte à une autre chez les femelles pubères.

3) EVOLUTION CYCLIQUE CHEZ LES FEMELLES PUBÈRES :

a) Cycle d'une mue parturielle à la suivante :

CELLULES DU TYPE A : après la mue parturielle et la ponte on les observe près de la zone germinative, au voisinage des ovocytes en début de développement. Leurs noyaux, très basophiles, plus ou moins ovoïdes ou triangulaires, varient : ils sont soit petits (3μ de diamètre) avec une chromatique compacte, soit plus gros (7 à 8μ de diamètre) avec une chromatine en grains.

CELLULES DU TYPE B : elles sont présentes en même temps que les précédentes. A partir du milieu de l'intermue MP - MI,

elles s'organisent autour des ovocytes I qui grossissent : leur nombre s'accroît car elles se multiplient par mitose. Leur aspect, en dehors des mitoses, est assez régulier : noyaux sphérique de 7 à 10 μ de diamètre ou subsphérique, moins basophile, cytoplasme plus abondant. Cette période recouvre une partie de l'incubation (MP - MI), la mue intermédiaire, le début de l'intermue MI - MP ; elle s'arrête lors de l'accumulation massive de la partie acidophile du vitellus.

CELLULES DU TYPE C : elles s'aplatissent autour des ovocytes devenus énormes et leur structure s'estompe au point de n'être plus visible sur les ovocytes prêts à être pondus. Les cellules du type B et du type C sont les mêmes éléments.

b) *Cycle annuel de repos sexuel :*

La différence d'aspect des cellules folliculaires entre les périodes de reproduction et de non-reproduction n'est pas aussi nette qu'on pourrait le penser ; des cellules du type A et du type B existent pendant les intermues de repos sexuel.

4) RÔLE DES CELLULES FOLLICULAIRES :

Durant leur phase C, elles participent vraisemblablement à la formation de l'enveloppe de l'ovocyte I prêt à être pondu.

Leur rôle endocrinien est antérieur ; l'étude de leur morphologie avec la phase B active, correspond aux résultats déduits des expériences de castration et irradiation : Au début de la phase B (milieu du stade C de l'intermue MP - MI) elles ne sont pas très nombreuses ; elles déterminent la forme o.n.f. A.S. + des oostégites non fonctionnels qui apparaissent à la mue intermédiaire ; ensuite, plus nombreuses, elles sécrètent plus ; la quantité d'hormone nécessaire à la formation des éléments du marsupium est sécrétée entre la fin de leur phase B et le milieu du stade C de l'intermue MI - MP.

Les cellules folliculaires du type A et du type B d'une morphologie si différente (fig. 3, F, p. 32), ne semblent pas appartenir à deux phases d'évolution de mêmes cellules, mais à deux sortes d'éléments différents. Les mitoses ne sont visibles que chez les éléments B. Les cellules du type A ont des noyaux aussi basophiles que les ovogonies du germigène mais qui sont plus gros ; on peut se demander, si, à l'image de ce que l'on observe dans les ovaires de Mammifères, ces cellules du type A n'ont pas une origine ovogoniale, qui ne soit pas suivie de la croissance en ovocyte I. Lors

de la régénération des ovaires des femelles « castrées » temporairement par irradiation, les deux types de cellules A et B se reforment (fig. 23) ; mais les cellules du type A n'ont jamais les caractéristiques de cellules sécrétrices.

B. — Discussion et conclusion.

D'autres rôles ont été mis en évidence chez les cellules folliculaires des ovaires de Crustacés :

Chez le Phyllopode *Artemia salina* L., N. FAUTREZ-FYRLEFIN (1951) montre que des cellules issues de la lignée germinale et n'évoluant pas en ovocytes, passent dans le cytoplasme des ovocytes qui entrent en vitellogenèse ; NOURISSON (1964) retrouve sur *Chirocephalus diaphanus* Prév. des figures analogues à celles que forment ces cellules ovariennes nourricières et observe, en outre, d'autres cellules entre les ovocytes. Mais ces Entomostracés forment des œufs durables dont la constitution cytologique diffère sans doute de celle des œufs à développement immédiat.

Chez les Décapodes, HOESTLAND (1948) sur *Eriocheir sinensis* Mil. Edw et N. DEMEUSY (1958) sur *Carcinus maenas* L. observent des cellules nourricières entre les jeunes ovogonies et des cellules folliculaires aplaties autour des gros ovocytes ; dans le centre de l'ovaire, des cellules nourricières et sanguines phagocyteraient des ovocytes (HOESTLAND) ; chez l'Aselle, on n'observe pas de semblables images.

Le rôle endocrinien des cellules folliculaires ovariennes n'avait été mis en évidence, expérimentalement que par H. CHARNIAUX-COTTON (1953, 1955, 1957 b, 1963) sur *Orchestia gammarella* avec une phase active au cours de la vitellogenèse des ovaires. Mais chez cet Amphipode, l'hormone induit la formation de tous les caractères sexuels femelles. Chez *Asellus aquaticus*, cette hormone folliculaire n'induit que la formation des caractères temporaires liés à la ponte et l'incubation et les transformations des oostégites qui précèdent exactement l'incubation.

II. — LES GLANDES GENITALES STERNALES

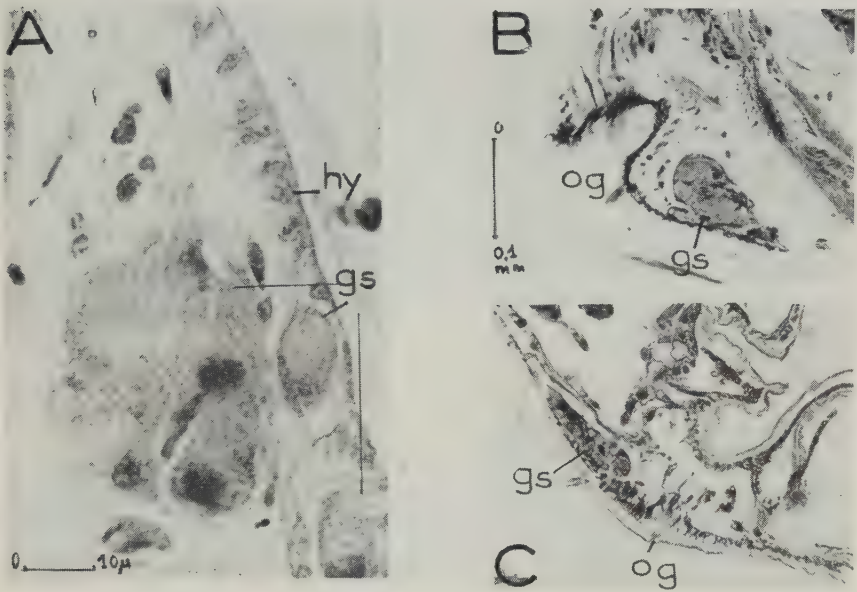
A. — Morphologie et physiologie.

1) DESCRIPTION CHEZ L'ADULTE (fig. 24 A).

Les glandes génitales sternales sont situées au voisinage des orifices génitaux dans le cinquième péréionite : chaque glande

FIG. 24

La glande génitale sternale de l'Aselle



A. - Structure de la glande ; masse principale et deux cellules isolées ; aspect au moment d'une mue parturienne. — B. - Aspect de la glande quelques jours après une MN. — C. - Aspect de la glande au milieu du cycle de mue.

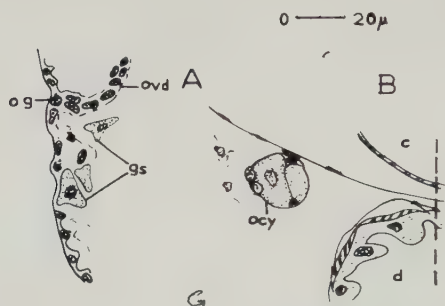
La taille des cellules diminue entre le moment de la mue et le milieu du cycle de mue.

B. et C. : même échelle.

gs : glande sternale ; hy : hypoderme ; od : oviducte ; og : orifice génital.

FIG. 25

Ovaire et glande sternale d'une femelle juvénile de 2,5 mm de long



A. - Cellules initiales de la glande sternale (gs) et de l'oviducte (od); og : place du futur orifice génital. — B. - Ovaire en coupe transversale au même niveau. Les ovocytes sont déjà développés (c : cœur; d: tube digestif).

s'allonge entre le côté interne de l'orifice génital et le bord postérieur du sternite. Leur forme est grossièrement arrondie ou allongée : 50 à 70 μ de long sur 25 à 70 μ de large chez les femelles adultes étudiées en coupe ; chaque glande se prolonge par des cellules isolées. Une séreuse entoure l'ensemble et s'insinue entre les cellules. L'amas est logé contre l'hypoderme sternal avec lequel il se confond lors des observations sur le vivant.

Les cellules de la glande, volumineuses et de formes très variables sont constituées par un cytoplasme abondant et un noyau excentré, rond, d'un diamètre de 10 à 20 μ . Le cytoplasme n'est pas basophile. Elles suivent une évolution cyclique parallèle aux mues et cycles d'intermues.

2) EVOLUTION CHEZ LES FEMELLES JUVÉNILES ET PRÉ-PUBÈRES (fig. 25).

Des coupes effectuées chez de jeunes individus originaires de la station n° 2 et fixés le 18 juin 1959 permettent de constater les faits suivants :

Les cellules initiales de ces glandes sont visibles sous leur forme caractéristique après la première mue qui suit la naissance des jeunes Aselles (acquisition de la septième paire de péréiopodes) ;

on peut observer une ou deux cellules de grande taille au sein de l'hypoderme sternal voisin de l'ébauche d'orifice génital ; à ce stade, l'ovaire est présent, avec des cellules folliculaires du type A, mais ni les oviductes, ni les oostégites ne sont formés. Le nombre de cellules augmente ensuite jusqu'à la puberté.

3) EVOLUTION CYCLIQUE CHEZ LA FEMELLE ADULTE (fig. 24 B et C).

La glande apparaît sous une forme nette, avec des cellules bien remplies au moment des mues parturielles, intermédiaires et normales, et dans les jours qui suivent. Au milieu de chaque intermue, au contraire, les cellules, comme l'ensemble de la glande, deviennent moins nettes et moins volumineuses. Le produit sécrété serait déversé dans l'hémolymphé durant la première moitié du stade C du cycle d'intermue. Je n'ai encore observé aucune figure de division.

4) RÔLE DES GLANDES GÉNITALES STERNALES.

Les expériences de castration chirurgicale et d'irradiation aux rayons X mettent en évidence le rôle inducteur que jouent ces glandes dans les changements de taille et de forme des oostégites permanents. La forme des oostégites est fixée lors de chaque cycle d'intermue, au début du stade D. L'évolution cyclique que révèlent les observations histologiques correspond au rôle découvert par les expériences. Le fait que les glandes soient bien développées aussi après les mues intermédiaires suggère un rôle positif dans la formation des oostégites fonctionnels.

La masculinisation expérimentale des femelles, sans action sur ces glandes, ni sur les oostégites permanents, prouve, en outre, que l'hormone sécrétée par les glandes génitales sternales n'est pas inhibée par l'hormone androgène contrairement à celle des cellules folliculaires. L'exemple de l'intersexué (station n° 2) à appareil génital externe et interne de mâle, et porteur d'oostégites, (*o. n. f. A. S.*) confirme ce fait : il ne possède pas d'ovaire, mais une glande sternale d'un côté.

B. — Discussion et conclusion.

Les glandes génitales sternales de l'Aselle sont le seul exemple actuellement décrit chez les Crustacés d'une glande endocrine

femelle, voisine de l'appareil génital, mais indépendante de l'ovaire, agissant sur les variations des caractères sexuels permanents des femelles.

Jusqu'ici, les expériences ont seulement permis de les identifier comme des glandes sexuelles endocrines. Seules des extractions rigoureusement complètes ou des greffes parfaitement électives permettront de définir l'éventail de leurs rayons d'action, mais la réalisation de ces expériences n'est pas aisée.

CONCLUSION DE LA QUATRIEME PARTIE

LE DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS

FEMELLES

Les expériences de castration chirurgicale, celles d'irradiations générales et localisées aux rayons X des femelles d'Aselle aquatique, et l'étude histologique de l'appareil génital femelle permettent de conclure ainsi :

Le dimorphisme des *variants sexuels* est dû à l'hormone androgène et pas aux hormones femelles.

Les *caractères sexuels temporaires* liés à l'accouplement, la ponte et l'incubation, qu'ils soient externes (palettes des maxillipèdes, oostégites fonctionnels, ouverture des orifices génitaux), internes (élargissement des oviductes et formation de la poche temporaire) ou physiologiques (allongement de la durée de l'intermue) sont des caractères sexuels secondaires sous la dépendance des cellules folliculaires ovariennes. Ces cellules folliculaires endocrines sont celles du type B ; l'hormone sécrétée est efficace au premier tiers du stade C de l'intermue qui précède la mue partielle ; une sécrétion moindre engendre la forme la plus développée des caractères permanents précédant immédiatement celle des caractères temporaires. Cette action des cellules folliculaires n'exclut pas l'intervention d'autres hormones sur les caractères temporaires, originaires des centres endocriniens céphaliques ou des glandes génitales sternales.

Les *caractères sexuels permanents* des femelles, les oostégites en particulier, sont indépendants des ovaires. Ce ne sont pas des caractères neutres ; en effet, s'ils n'existent pas chez les mâles, ils ne sont pas supprimés lors de la masculinisation expérimentale des femelles sous l'influence de l'hormone androgène. Les changements de taille et de forme des oostégites permanents, provoqués

expérimentalement, sont parallèles aux variations de volume de deux glandes sternales voisines de chaque orifice génital : d'une part, accroissement des oostégites après castration et régénération de ces glandes ; d'autre part, régression des oostégites, plus poussée que pendant le repos sexuel, après irradiation aux rayons X utilisés à « fortes doses », et diminution considérable de ces glandes. Comme leur anatomie microscopique révèle une structure de glande à sécrétion interne, on peut actuellement définir leur action comme un contrôle des variations des oostégites permanents.

L'hypothèse fort séduisante de voir en ces glandes les éléments inducteurs des oostégites repose sur un fait précis : l'apparition des cellules initiales de ces glandes après la mue qui suit la naissance, précède de loin la formation des oostégites lors de la puberté. Cette hypothèse permet d'interpréter des résultats apparemment contradictoires entre le déterminisme des oostégites permanents des Amphipodes (ovariens) et des Isopodes (indépendants des ovaires) ; on peut en effet penser que des cellules à rôle analogue à celui des glandes sternales, sous une autre forme peut-être, existent dans la région ovariennne des Amphipodes. Elle permet également de comprendre pourquoi s'effectue la formation des oostégites permanents fonctionnels après la castration des femelles jeunes, comme c'est le cas chez les Idotées.

CONCLUSION GENERALE

L'étude de la sexualité d'*Asellus aquaticus* L. et les résultats apportés par les expériences de greffes de glandes androgènes chez les femelles, d'ovariectomies et d'irradiations générales et localisées des femelles à différentes doses de rayons ionisants, a permis, d'une part, d'identifier et de décrire des glandes sexuelles endocrines : glande androgène des mâles, cellules folliculaires ovariennes du type B et glandes sternales des femelles ; d'autre part, de définir leurs actions sur les caractères sexuels mâles et femelles.

Les *caractères sexuels mâles* sont induits par l'hormone androgène. Cette glande détermine directement chez la femelle la formation de tous les caractères sexuels externes caractéristiques du mâle adulte suivant le processus normal de leur formation chez le jeune individu.

Il n'y a pas changement simultané du sexe des gonies ; même si cette transformation devait se produire, ce serait suivant un processus inverse de celui qui se déroule chez le jeune mâle chez qui les testicules sont bien formés avant l'acquisition des caractères externes. Ce fait prouve, ou bien qu'un inducteur mâle différent de l'hormone androgène existe chez le jeune Aselle mâle lors de la formation des gonades, ou bien que le sexe des gonies se « stabilise » entre la période embryonnaire et la prépuberté. Différents degrés de « stabilité » sexuelle existent ; en effet, l'inversion totale n'est réalisée chez l'adulte que chez les Talitres ; chez les Isopodes adultes, la glande androgène induit la masculinisation externe (certains Oniscoïdes, *Asellus*) ou non (Ligies), mais pas la transformation des gonies ; il faut s'adresser à de très jeunes femelles de certains Oniscoïdes pour obtenir l'inversion sexuelle des gonades ; les essais de masculinisation expérimentale effectués chez les Décapodes gonochoriques sont restés jusqu'ici sans résultats.

Les *caractères sexuels temporaires femelles*, ainsi que le stade le plus développé des caractères permanents, sont induits par les cellules folliculaires ovariennes (type B).

L'hormone androgène inhibe l'action de l'hormone folliculaire et fait disparaître les cellules germinales femelles ; cette prédominance de l'hormone androgène sur l'ovaire est un argument en faveur de la théorie de l'autodifférenciation ovarienne formulée par H. CHARNIAUX-COTTON (1963) au sujet des Amphipodes. Toutefois, cette théorie ne peut s'appliquer aux différents représentants des Crustacés qu'en tenant compte du degré de stabilité, spécifique ou même racial, de l'état gonochorique.

Les *caractères sexuels permanents* des femelles adultes, les oostégites non fonctionnels en particulier, sont indépendants des ovaires et des glandes androgènes. Ce ne sont pas des caractères neutres, puisqu'ils ne disparaissent pas chez les femelles masculinisées expérimentalement. Leurs variations entre les états de repos et d'activité sexuelle sont contrôlés par deux glandes endocrines femelles, les glandes génitales sternales.

RESUME DE LA THESE

PREMIÈRE PARTIE

Le matériel animal est défini et les techniques utilisées sont exposées.

DEUXIÈME PARTIE

C'est une mise au point sur la sexualité d'*Aselle aquatique*. L'essentiel des nombreuses études antérieures est résumé, les différentes questions reliées et des précisions nouvelles s'y ajoutent :

Les cellules glandulaires et les glandes des appareils génitaux mâles et femelles sont décrites : glande androgène et glande de la vésicule séminale, cellules folliculaires des ovaires sous leurs différents aspects, glandes sternales voisines des orifices génitaux femelles.

Les caractères sexuels des femelles, qu'ils soient externes (oostégites, maxillipèdes, orifices génitaux, longueur des premiers péréionites), internes (modification des oviductes) ou physiologiques (variation de la durée des périodes d'intermue) se présentent sous deux formes : les caractères fonctionnels, temporaires, liés à l'accouplement, à la ponte et à l'incubation, et les caractères permanents qui changent d'aspect entre les périodes de repos et d'activité sexuelle ; ces formes permanentes variées, celles des oostégites surtout, sont d'excellents critères de l'état sexuel des femelles.

D'un point de vue physiologique, les limites de la période individuelle de reproduction des femelles varie dans l'année en fonction de l'âge des animaux (les plus âgées d'abord, les plus jeunes ensuite) ; la puberté des femelles ne se produit pas à rang de mue fixe, ni à taille fixe, mais l'âge de la puberté varie en fonction des saisons de reproduction ou de repos sexuel. Les grandes périodes de la vie d'un *Aselle* sont définies.

TROISIÈME PARTIE

C'est l'étude du déterminisme des caractères sexuels mâles et femelles à l'aide de la méthode des greffes de glandes androgènes aux femelles.

Les cellules androgènes et tissus voisins déterminent chez les femelles une masculinisation externe rapide, une suppression de la fonction reproductrice avec disparition des ovaires ; aucun changement simultané du sexe des gonies n'est apparu ; la glande est sans action sur les oostégites permanents, ni sur les glandes sternales.

Ces résultats permettent également d'établir un processus détaillé de la formation de l'appareil génital mâle, et de décrire morphologiquement et physiologiquement la glande androgène de l'Aselle, dispersée le long de l'appareil mâle, avec un amas principal dans le septième péréionite.

QUATRIÈME PARTIE

Cette partie groupe un ensemble d'expériences chirurgicales et biophysiques menées sur les femelles, afin d'étudier le déterminisme des caractères sexuels femelles.

Les ovariectomies montrent que le déterminisme des caractères sexuels temporaires est ovarien, mais pas le déterminisme des caractères permanents ; les variations des oostégites permanents semblent en relation avec celles des glandes sternales.

Les résultats d'expériences d'irradiations générales de femelles, localisées à la tête, au péréion ou à des groupes de segments apportent les précisions suivantes : des castrations temporaires avec reprise d'une activité reproductrice incomplète permettent de classer les caractères fonctionnels suivant des taux croissants d'hormone ovarienne et de préciser que le siège de la sécrétion se trouve bien au niveau des cellules folliculaires du type B ; des cas d'hypercastration avec réduction des oostégites plus poussée que chez les femelles ovariectomisées ou en repos sexuel correspondent à des individus dont les glandes sternales sont très réduites sous l'action de fortes doses de rayons ionisants.

Deux glandes endocrines sont alors identifiées et décrites dans l'appareil génital femelle : les cellules folliculaires de l'ovaire qui agissent sur les caractères temporaires et les glandes sternales qui agissent sur les variations des caractères permanents.

BIBLIOGRAPHIE

- AMAR R. (1948). — Un organe endocrine chez *Idotea* (Crustacea-Isopoda).
C. R. Acad. Sci., Paris, **227**, p. 301 - 303.
- AMAR R. (1950 a). — Les formations endocrines cérébrales des Isopodes marins.
C. R. Acad. Sci., Paris, **230**, p. 407 - 409.
- AMAR R. (1950 b). — Formations endocrines cérébrales des Isopodes marins et comportement chromatique d'*Idotea*.
Thèse Sci., Paris, sér. A, 2418, n° 3290.
- ARVY L., ECHALIER G., GABE M. (1954). — Modification de la gonade de *Carcinides* (*Carcinus*) *maenas* L. (Crustacé Décapode) après ablation bilatérale de l'organe Y.
C. R. Acad. Sci., Paris, **239**, p. 1853 - 1855.
- BABON C. (1959). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et les caractères sexuels de l'Ecrevisse américaine *Orconectes Rafinesque*.
Mém. D. E. S. Fac. Sci., Nancy.
- BAER J. G. (1946). — Le parasitisme.
Paris, Masson, 231 p.
- BAER J. G. (1961). — Embranchement des Acanthocéphales. *In* : Traité de Zoologie.
Publ. s. I. direct. de P. P. GRASSÉ.
Paris, Masson, **4**, p. 733 - 782.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1953). — Remarques sur le cycle ovarien, le cycle des mues et les caractères sexuels secondaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **236**, p. 1086 - 1088.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1954). — Remarques sur le déterminisme de la poche incubatrice chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **239**, p. 1872 - 1874.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1955 a). — Castration temporaire aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **240**, p. 1275 - 1277.

- BALESDENT-MARQUET M. L. (1955 b). — Influence de la température sur la mue, l'activité ovarienne et les caractères sexuels temporaires du Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **240**, p. 1372-1374.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1955 c). — Irradiations localisées aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. ♀.
C. R. Acad. Sci., Paris, **241**, p. 609-611.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1958). — Présence d'une glande androgène chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **247**, p. 534-536.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1960). — Disposition, structure et mode d'action de la glande androgène d'*Asellus aquaticus* (Crustacé Isopode).
C. R. Acad. Sci., Paris, **251**, p. 803-805.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1963 a). — Répartition des cellules de Zenker et détermination spécifique de *Asellus* (*Asellus*) *aquaticus* Linné, *sensu* Racovitza et *Asellus* (*Proasellus*) *meridianus* Racovitza.
C. R. Acad. Sci., Paris, **256**, p. 262-264.
- BALESDENT-MARQUET M. L. (1963 b). — Identification et rôle d'une glande annexe de l'appareil génital femelle chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **257**, p. 4053-4056.
- BALESDENT-MARQUET M. L., VEILLET A. (1958 a). — Castration chirurgicale, irradiations localisées aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L. femelle.
C. R. Acad. Sci., Paris, **246**, p. 1753-1756.
- BALESDENT-MARQUET M. L., VEILLET A. (1958 b). — Note sur la glande androgène de quelques *Orchestia* hermaphrodites.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **17**, n° 6, p. 28-30.
- BALESDENT M. L., VEILLET A. (1959). — Déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode *Asellus aquaticus* L.
XVth Intern. Congr. Zool., Proceedings, Londres, Hewer and Riler Edit., p. 921-924.
- BELLONCI G. (1881). — Sistema nervoso e organi dei sensi della *Sphaeroma serratum*.
Atti della R. Accademia dei Lincei, Rome, 278, 3 part., **10**, p. 90-103.
- BERNER L. (1956). — Note sur les Aselles d'eau douce (Crustacés - Isopodes).
Arch. f. Hydrobiol., Dtsch., **51**, p. 410-414.
- BERREUR-BONNENFANT J. (1963). — Autodifférenciation ovarienne dans les gonades mâles de Crustacés en culture *in vitro*.
Bull. Soc. Zool. Fr., **88**, p. 235-238.
- BONNENFANT J. (1961). — La glande androgène de deux Isopodes : *Paragnathia formica* et *Meinertia oestroides*.
C. R. Acad. Sci., Paris, **252**, p. 1518-1520.

- CALLAN H. G. (1940). — The effects of castration by parasites and X-rays on the secondary sex characters of Prawns (*Leander* S.P.P.).
Journ. exper. Biol., **17**, p. 168 - 179.
- CARLISLE D. B. (1959). — On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea Decapoda). I. Histology of incretory elements.
J. Mar. Biol. Ass., U.K., **38**, p. 381 - 394.
- CAZAL P. (1948). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (étude morphologique).
Bull. Biol. Fr. Belg., suppl. **32**, 227 p.
- CHAPPUIS P. A. (1949). — Les Asellides d'Europe et pays limitrophes.
Arch. Zool. exper. gén., **86**, notes et revue, p. 78 - 94.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1952). — Castration chirurgicale chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) et déterminisme des caractères sexuels secondaires ; premiers résultats.
C. R. Ac. Sci., Paris, **234**, p. 2570 - 2572.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1953). — Etude du déterminisme des caractères sexuels secondaires par castration chirurgicale et implantation d'ovaire chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*).
C. R. Acad. Sci., Paris, **236**, p. 141 - 143.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1954). — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles.
C. R. Acad. Sci., Paris, **239**, p. 780 - 781.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1955). — Le déterminisme hormonal des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode).
C. R. Acad. Sci., Paris, **240**, p. 1487.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1956 a). — Déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Crustacé Amphipode).
Ann. Sci. nat. Zool. Fr., 11^e sér., **18**, p. 305 - 310.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1956 b). — Existence d'un organe analogue à la « glande androgène » chez un Pagure et chez un Crabe.
C. R. Acad. Sci., Paris, **243**, p. 1168 - 1169.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1956 c). — Déterminisme hormonal de la différenciation sexuelle chez les Crustacés.
Ann. biol. Fr., **32**, p. 372 - 399.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1957 a). — Déterminisme des phénomènes d'intersexualité chez *Orchestia gammarella*. Premiers résultats.
C. R. Acad. Sci., Paris, **245**, p. 1665.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1957 b). — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* Pallas, Crustacé Amphipode.
Ann. Sci. nat. Zool., **19**, p. 411 - 559.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1957 c). — Morphologie de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Carcinides maenas*.
Bull. Soc. Zool. Fr., **82**, p. 193.

- CHARNIAUX-COTTON H. (1958). — La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel.
C. R. Acad. Sci., Paris, **246**, p. 2814.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1959 a). — Etude comparée du développement post-embryonnaire de l'appareil génital et de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Custacé Amphipode). Autodifférenciation ovarienne.
Bull. Soc. Zool. Fr., **84**, p. 105-115.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1959 b). — 1°) Cellules germinales aberrantes dans la gonade hermaphrodite des mâles d'*Orchestia mediterranea* (Crustacé Amphipode); 2°) Disparition de la glande androgène chez *Lysmata seticaudata*, Crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel.
Bull. Soc. Zool. Fr., **84**, p. 160-161.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1959 c). — Masculinisation des femelles de la Crevette à hermaphrodisme protérandrique *Lysmata seticaudata*, par greffe de glande androgène. Interprétation de l'hermaphrodisme chez les Décapodes. Note préliminaire.
C. R. Acad. Sci., Paris, **249**, p. 1580-1583.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1960 a). — La glande androgène du Crustacé Stomatopode *Squilla mantis*.
Bull. Soc. Zool. Fr., **85**, p. 110-114.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1960 b). — Physiologie de l'inversion sexuelle chez la Crevette à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel *Lysmata seticaudata*.
C. R. Acad. Sci., Paris, **250**, p. 4046-4048.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1961). — Physiologie de la gonade de *Lysmata seticaudata* (Crevette à hermaphrodisme protérandrique) chez les individus normaux et les femelles masculinisées.
C. R. Acad. Sci., Paris, **252**, p. 199.
- CHARNIAUX-COTTON H. (1963). — Démonstration expérimentale de la sécrétion d'hormone femelle par le testicule inversé en ovaire de *Talitrus saltator* (Crustacé Amphipode). Considération sur la génétique et l'endocrinologie sexuelle des Crustacés supérieurs.
C. R. Acad. Sci., Paris, **256**, p. 4088-4091, tabl.
- CHARNIAUX-COTTON H., GINSBURGER-VOGEL T. (1962). — Preuve expérimentale de l'autodifférenciation ovarienne chez *Orchestia montagni* Audouin (Crustacé Amphipode).
C. R. Acad. Sci., Paris, **254**, p. 2836-2839.
- CHARNIAUX-LEGRAND H. (1952). — Cycle d'intermue des Amphipodes et ses particularités chez les formes terrestres (*Talitridæ*).
Arch. Zool. expér. gén., **88**, notes et revues n° 4, p. 178-204.
- CORNUBERT G. (1954 a). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la ponte des femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius.
C. R. Acad. Sci., Paris, **238**, p. 952-953.

- CORNUBERT G. (1954 b). — Note préliminaire sur l'existence de caractères sexuels externes périodiques chez les femelles du Crabe *Pachygrapsus marmoratus*.
Bull. Inst. Océan., Monaco, n° 1050, 7 p.
- CORNUBERT G., DEMEUSY N., VEILLET A. (1952). — Effets de l'ablation des pédoncules oculaires sur le développement des caractères sexuels externes des Décapodes Brachyours *Carcinus maenas* Pennant et *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius.
C. R. Acad. Sci., Paris, **234**, p. 1405-1407.
- DAVID R. (1936). — Recherches sur la biologie et l'intersexualité de *Talitrus saltator* Mont.
Bull. Biol. Fr. Belg., **70**, p. 332-357.
- DEMEUSY N. (1958). — Recherches sur la mue de puberté du Décapode Brachyours *Carcinus maenas* Linné.
Arch. Zool. exper. gén., **95**, p. 253-491.
- DEMEUSY N. (1959). — Pédoncules oculaires, glandes de mue et appareil génital chez *Carcinus maenas* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **248**, p. 2652-2654.
- DEMEUSY N. (1960). — Différenciation des voies génitales mâles du Crabe *Carcinus maenas* L. Rôle des pédoncules oculaires.
Cahiers Biol. mar., **1**, p. 259-278.
- DEMEUSY N. (1962 a). — Observations sur la maturation ovarienne du Crabe *Carcinus maenas* L. après ablation des glandes de mue chez les femelles adultes. Premiers résultats.
C. R. Acad. Sci., Paris, **235**, p. 3062-3064.
- DEMEUSY N. (1962 b). — Rôle de la glande de mue dans l'évolution ovarienne du Crabe *Carcinus maenas* Linné.
Cahiers Biol. mar., **3**, p. 37-61.
- DEMEUSY N., LENEL R. (1954). — Effet de l'ablation des pédoncules oculaires sur la fréquence de la ponte chez *Carcinus maenas* Pennant.
C. R. Soc. Biol. Fr., **148**, p. 156-158.
- DEMEUSY N., VEILLET A. (1952). — Déclenchement de la ponte chez *Carcinus maenas* Pennant par ablation des pédoncules oculaires.
C. R. Acad. Sci., Paris, **234**, p. 1224-1226.
- DEMEUSY N., VEILLET A. (1958). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la glande androgène de *Carcinus maenas* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **246**, p. 1104-1107.
- DRACH P. (1939). — Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes.
Ann. Inst. Océan., Monaco, **19**, p. 103-391.
- DRACH P. (1948). — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés.
Bull. Biol. Fr. Belg., suppl. **33**, p. 178-181. (*Sympos. Endocrinol. Arthropodes*, 1947).
- DRACH P. (1955). — Système endocrinien pédonculaire, durée d'intermue et vitellogenèse chez *Leander serratus* Pennant, Crustacé Décapode.
C. R. Soc. Biol., **149**, p. 2079-2083.

- DUBOIS F. (1949). — Contribution à l'étude de la migration des cellules de régénération des Planaires dulcicoles.
Bull. Biol. Fr. Belg., **83**, p. 213-283.
- DUVEAU J. (1957). — Données histologiques sur la glande androgène de *Nebalia geoffroyi*.
Arch. anat. micr. morph. expér., **46**, p. 199-209.
- DWORAK I. (1935). — Maturation des cellules sexuelles mâles et structure cytoplasmique dans la spermatogenèse chez *Asellus aquaticus*.
Résumé français extrait de « Folia morphologica », **5**, p. 209-249.
- ECHALIER G. (1959). — L'organe Y et le déterminisme de la croissance et de la mue.
Ann. Sci. nat., **1**, p. 1-60.
- FAUTREZ-FIRLEFYN N. (1951). — Etude cytochimique des acides nucléiques au cours de la gamétogenèse et des premiers stades du développement embryonnaire chez *Artemia salina* L.
Arch. Biol., **62**, p. 391-438.
- FAXON W. (1885). — A revision of the Astacidae.
Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard College, **10**, p. 1-186.
- FOOT N.C. (1933). — The Massontrichrome staining methods in routine laboratory use.
Stain. technology, **8**, p. 101-110.
- GABE M. (1952 a). — Particularités histochimiques de l'organe de Hanström (organe X) et de la glande du sinus chez quelques Crustacés Décapodes.
C. R. Acad. Sci., Paris, **235**, p. 90-92.
- GABE M. (1952 b). — Sur l'existence d'un cycle sécrétoire de la glande du sinus (organe pseudofrontal) chez *Oniscus asellus* L.
C. R. Acad. Sci., Paris, **235**, p. 900-902.
- GABE M. (1952 c). — Particularités histologiques de la glande du sinus et de l'organe X (organe de Bellonci) chez *Sphaeroma serratum* Fabr.
C. R. Acad. Sci., Paris, **235**, p. 973-975.
- GABE M. (1953). — Sur l'existence, chez quelques Crustacés Malacostracés, d'un organe comparable à la glande de la mue des Insectes.
C. R. Acad. Sci., Paris, **237**, p. 1111-1113.
- GILSON G. (1886). — Etude comparée de la spermatogenèse chez les Arthropodes.
La Cellule, **3**.
- GRAEBER H. (1933). — Ueber die gehirne des Amphipoden und Isopoden.
Zeitschr. f. Morph. u. Ok., **26**, p. 334-371.
- GRAF F. (1958). — Développement post-embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'*Orchestia cavimana* Heller, Crustacé Amphipode.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **17**, p. 223-261.

- GRAF F. (1960). — Greffe de glande androgène de Crustacé sur un Insecte.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **19**, p. 253-254.
- GROSCH D. S., ERDMAN H. E. (1955). — X-Ray effects on adult *Artemia*.
Biol. Bull., Woods Hole, **108**, p. 277-282.
- HAEMMERLI-BOVERI V. (1926). — Ueber die determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar.
Zeitsch. wissensch. Biol., Physiol., **4**, p. 668-698.
- HELDT J. H. (1948). — Note sur des caractères sexuels secondaires périodiques chez deux Crevettes : *Processa canaliculata* Leach et *Periclimenes amethysteus* Risso.
Bull. Soc. Sci. nat., Tunisie, **1**, p. 27-28.
- HÖGLUNG H. (1943). — On the biology and larval development of *Leander squilla* L.
Svensk Hydrol. biol. Komm. Skrifter, Nyser. Biol., **2**, p. 1-44.
- HOESTLAND H. (1948). — Recherches sur la biologie de l'*Eriocheir sinensis* en France (Crustacé Brachyoure).
Ann. Inst. Océan., **24**, p. 1-116.
- HUSSON R. (1950). — Observations biologiques sur l'Amphipode *Niphargus virei* Chevreux. Deuxième note.
Bull. Soc. Zool. Fr., **75**, p. 211-217.
- HUSSON R. (1957). — A propos de la biologie du Crustacé troglobie *Stenasellus virei* Dollfus.
Ann. Univ. Sarav. Sci., **6**, p. 259-268.
- HUSSON R., DAUM J. (1954). — Sur le dimorphisme sexuel des maxillipèdes de *Caecosphaeroma burgundum* Dollf. et sa signification physiologique.
C. R. Acad. Sci., Paris, **238**, p. 2121-2123.
- HUSSON R., GRAF F. (1961 a). — Comparaison des glandes androgènes d'Amphipodes appartenant à des genres hypogé (*Niphargus*) et épigé (*Gammarus*).
C. R. Acad. Sci., Paris, **252**, p. 169-170.
- HUSSON R., GRAF F. (1961 b). — Existence de la glande androgène chez le Crustacé troglobie *Niphargus*, comparaison avec celle du genre épigé *Gammarus*.
Ann. Spéleol., **16**, p. 223-228.
- JUCHAULT P., LEGRAND J. J. (1964). — Transformation de femelles génétiques en mâles physiologiques chez les Oniscoïdes *Porcellio dilatatus* et *Helleri abrevicornis*.
C. R. Acad. Sci., Paris, **258**, p. 2197-2199.
- KATAKURA Y. (1959). — Masculinization through implanting testes into the female *Armadillidium vulgare*, an Isopod Crustacean.
Proc. jap. Acad., **35**, p. 95-98.

- KATAKURA Y. (1960). — Transformation of ovary into testis following implantation of androgenous glands in *Armadillidium vulgare*, an Isopod Crustacean.
Ann. Zool. jap., **33**, p. 241-244.
- KATAKURA Y. (1961). — Hormonal control of development of sexual characters in the Isopod Crustacean, *Armadillidium vulgare*.
Ann. Zool. jap., **34**, p. 60-71.
- KAULBERSZ G. J. von (1913). — Biologische Beobachtungen an *Asellus aquaticus* nebst einigen Bemerkung über *Gammarus* und *Niphargus*.
Zool. Jahrb., Zool. u. Physiol., **33**, p. 287-359.
- KNOWLES F. G., CARLISLE D. B. (1956). — Endocrine control in the Crustacea.
Biol. Rev., **31**, p. 396-473.
- LACASSAGNE A., GRICOUROFF G. (1956). — Action des radiations ionisantes sur l'organisme.
Paris, Masson, 2^e éd.
- LAGERSPETZ K., MATTILA M. (1961). — Salinity reactions of some fresh and brackishwater Crustaceans.
Biol. Bull., U. S. A., **120**, p. 44-53.
- LANGERON M. — Précis de Microscopie.
Septième éd., Paris, Masson.
- LATTIN G. DE, GROSS F. J. (1953). — Die Beeinflussbarkeit sekundärer Geschlechtsmerkmale von *Oniscus asellus* durch die Gonaden.
Experientia, Suisse, **9**, p. 338-339.
- LEGRAND J. J. (1954 a). — Induction des caractères sexuels secondaires ♂ chez les ♀ de Crustacés Isopodes terrestres par implantation testiculaire. Premiers résultats.
C. R. Acad. Sci., Paris, **238**, p. 2030-2032.
- LEGRAND J. J. (1954 b). — Etude expérimentale de la différenciation du sexe chez les Crustacés Isopodes terrestres par implantation homoplastique et hétéroplastique d'ovaires chez les ♂.
C. R. Acad. Sci., Paris, **239**, p. 108-110.
- LEGRAND J. J. (1954 c). — Effet de l'implantation d'un testicule chez les ♀ de Crustacés Isopodes terrestres.
C. R. Acad. Sci., Paris, **239**, p. 321-323.
- LEGRAND J. J. (1955 a). — Rôle endocrinien du tissu nourricier dans le testicule des Crustacés Isopodes terrestres.
C. R. Acad. Sci., Paris, **240**, p. 120-122.
- LEGRAND J. J. (1955 b). — Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres.
C. R. Acad. Sci., Paris, **241**, p. 1083-1085.
- LEGRAND J. J. (1956 a). — Etude biométrique de la différenciation mâle des Oniscoïdes femelles ayant reçu un implantat testiculaire; invalidité de la loi du tout ou rien.
C. R. Acad. Sci., Paris, **242**, p. 686-688.

- LEGRAND J. J. (1956 b). — Sur un nouveau type d'intersexualité chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* révélé par l'élevage au laboratoire.
C. R. Acad. Sci., Paris, **243**, p. 1363 - 1365.
- LEGRAND J. J. (1956 c). — Déterminisme polyfactorial du sexe et double déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Oniscoïdes.
C. R. Acad. Sci., Paris, **243**, p. 1565 - 1567.
- LEGRAND J. J. (1958). — Mise en évidence histologique et expérimentale d'un tissu androgène chez les Oniscoïdes.
C. R. Acad. Sci., Paris, **247**, p. 1238 - 1241.
- LEGRAND J. J. (1959). — Effet de l'implantation testiculaire sur la structure de l'ovaire chez les Oniscoïdes supérieurs.
C. R. Acad. Sci., Paris, **248**, p. 1240 - 1243.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1960 a). — Disposition métamérique du tissu sécréteur de l'hormone mâle chez les différents types d'Oniscoïdes.
C. R. Acad. Sci., Paris, **250**, p. 764 - 766.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1960 b). — Mise en évidence anatomique et expérimentale des glandes androgènes de *Sphaeroma serratum* Fabricius (Isopode, Flabellifère).
C. R. Acad. Sci., Paris, **250**, p. 3401 - 3402.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1960 c). — Structure et origine de la glande androgène chez *Helleria brevicornis* Ebner (Oniscoïdea Tylidae).
C. R. Soc. Biol., Paris, **154**, p. 676 - 678.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1961 a). — Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires mâles chez *Cyatúra carinata* Kröyer (Crustacé Isopode Anthuridé).
C. R. Acad. Sci., Paris, **252**, p. 2318 - 2320.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1961 b). — Etude expérimentale des facteurs de l'inversion sexuelle chez *Anilocra physodes* L. Premiers résultats.
C. R. Acad. Sci., Paris, **253**, p. 1275 - 1277.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1961 c). — Sur la glande androgène d'un certain nombre de Péracarides, en particulier d'Isopodes marins.
C. R. Soc. Biol., **155**, p. 1360 - 1362.
- LEGRAND J. J., JUHAULT P. (1963). — Mise en évidence d'un hermaphrodisme protogynique fonctionnel chez l'Isopode Anthuridé *Cyatúra carinata* (Kröyer) et étude du mécanisme de l'inversion sexuelle.
C. R. Acad. Sci., Paris, **256**, p. 2931 - 2933.
- LEGRAND J. J., VANDEL A. (1948). — Le développement post-embryonnaire de la gonade chez les Isopodes terrestres normaux et intersexués. I. Evolution morphologique de la gonade.
Bull. Biol. Fr. Belg., **82**, p. 79 - 95.
- LEICHMANN G. (1890). — Ueber Eiablage und Befruchtung bei *Asellus aquaticus*.
Zool. Anz., **13**, p. 715 - 716.

- LEICHMANN G. (1891 a). — Ueber die Brutpflege bei den Isopoden.
Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde des philosophischen.
Facultät des Albertus Universität zu Königsberg.
- LEICHMANN G. (1891 b). — Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden.
Bibl. Zool. III, Cassel, 10, 44 p.
- LEROUX-LEGUEUX M. L. (1933). — Recherches sur la sexualité des Gamma-riens. Croissance, reproduction, déterminisme des caractères sexuels secondaires.
Bull. Biol. Fr. Belg., suppl. 16, p. 1-138.
- LINNE C. (1758). — *Systema Naturae*.
I, part. V, Lipsiae, Editio decima tertia.
- LUCA V. DE, PATANE L. (1961). — Ulteriori dati sul determinismo dei caratteri sessuali secondari negli Isopodi Oniscoidei (*Porcellio laevis* Latreille).
Atti del Accad. Gioenia Sci. nat., Catania, Sér. sesta, 13, part. II, 17 p., 1 pl.
- MACCAGNO-PAULUCCI T. (1951). — Ghiandole dell' ovidutto negli Isopodi (Crostacei).
Att. Ac. Sci., Torino, 85, I, p. 280-284.
- MAERCKX H. H. (1930). — Sexualbiologische Studien an *Asellus aquaticus*.
Zool. Jahrb. Abt. Zool. Physiol., 48, p. 399-508.
- MEUSY J. J. (1963). — Description de la glande androgène chez deux Crustacés Péracarides : *Paramysis nouveli* Labat (Mysidacé) et *Eocuma dollfusi* Calman (Cumacé).
C. R. Acad. Sci., Paris, 256, p. 5425-5428.
- MONOD Th. (1922). — Sur un essai de classification rationnelle des Isopodes.
Bull. Soc. Zool. Fr., 47, p. 134-140.
- MONTALENTI G. (1961). — La variabilità del rapporto sessi e il suo valore selettivo.
Atti A. G. I., 6, p. 405-408.
- MONTALENTI G., VITAGLIANO-TADINI G. (1960). — Osservazioni sull' idoneità (Fitness) di alcuni incroci di *Asellus*.
Atti A. G. I., 5, p. 207-216.
- MONTEFOSCHI S., MAGALDI A. (1953). — Compartimento degli acidi nucleinici nella ovogenesi di *Asellus aquaticus*.
Publ. Staz. Zool., Napoli, 24, p. 167.
- MUNRO W. R. (1953). — Intersexuality in *Asellus aquaticus* L. parasitized by a larval acanthocephalan.
Nature, G. B., 172, p. 313.
- NOURISSON M. (1964). — Recherches écologiques et biologiques sur le Crustacé Branchiopode *Chirocephalus diaphanus* Prévost : étude expérimentale du déterminisme du développement de l'œuf.
Thèse Sci. nat., Nancy, sous presse.

- NEEDHAM A.E. (1937). — On relative growth in *Asellus aquaticus*.
Proc. Zool. Soc., London, sér. A., **107**, p. 289-313.
- NEEDHAM A.E. (1938). — Abdominal appendages in the female and copulatory appendages in the male *Asellus*.
Quart. J. micr. Sc., London, **81**, p. 127-149.
- NEEDHAM A.E. (1941). — Abdominal appendage of *Asellus*.
Quart. J. micr. Sc., London, **83**, p. 61-89.
- NEEDHAM A.E. (1942). — The structure and development of the segmental excretory organs of *Asellus aquaticus* L.
Quart. J. micr. Sci., London, **83**, p. 205-243.
- NEEDHAM A.E. (1949). — Growth and regeneration in *Asellus aquaticus* L. in relation to age, sex and season.
J. exp. Zool., U.S.A., **112**, p. 49-78.
- NEEDHAM A.E. — The neurogenic heart and ether anaesthesia.
Nature, G.B., **166**, p. 9-11.
- NOUVEL L. (1932). — Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des Crustacés *Natantia*.
Bull. Mus. Hist. nat., 2^e sér., **4**, p. 407-410.
- PANOUSE J.B. (1943). — Influence de l'ablation du pédoncule oculaire sur la croissance de l'ovaire chez *Leander serratus*.
C. R. Acad. Sci., **217**, p. 553-555.
- PANOUSE J.B. (1946). — Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la Crevette *Leander serratus*.
Ann. Inst. Océan., Monaco, **23**, p. 65-147.
- PASTEUR-HUMBERT Ch. (1962). — Influence de l'ablation de l'organe X (*pars distalis*) sur la mue, chez la Crevette *Palaemon* (= *Leander*) *serratus* (Pennant).
C. R. Acad. Sci., Paris, **254**, p. 1160-1163.
- PATANE L., LUCA V. DE (1956). — Azione dei raggi X sullo sviluppo degli oostegiti di *Porcellio laevis* Latreille (Crust. Isopoda).
Bool. Soc. it. Biol. sperim., **32**, p. 1512-1515.
- PATANE L., LUCA V. DE (1957). — Sul determinismo di alcuni caratteri sessuali secondari nell' Oniscoïde *Porcellio laevis* Latr. (Crust. Isopoda).
Boll. Zool., Palermo, **24**, p. 259-264.
- PATANE L., LUCA V. DE (1959). — Primi risultati di trapianti di gonade eterologa in *Porcellio laevis* Latreille.
Boll. Accad. Gioenia Sci. nat. Catania, sér. IV, **5**, 7 p.
- PIGEAULT N. (1957). — Etude de l'hermaphrodisme dans le genre *Sphaeroma* Bosc.
Trav. Sci. Cherif., sér. Zool., **13**, p. 1-60.
- PIGEAULT N. (1958). — L'organe de Bellonci et le comportement chromatique de *Sphaeroma serratum* Fabr.
C. R. Acad. Sci., Paris, **246**, p. 487-489.

- POISSON R. (1932). — *Asellaria Caulleryi* n. g. n. sp. type nouveau d'Entophyte parasite intestinal des Aselles (Crustacés Isopodes). Description des stades connus et d'une partie de son cycle évolutif.
Bull. Biol., **66**, p. 232-254.
- RACOVITZA G. E. (1919 a). — Notes sur les Isopodes. 1 et 2.
Arch. Zool. exp. gén., notes et revues, **58**, p. 31-43.
- RACOVITZA G. E. (1919 c). — Notes sur les Isopodes. 6 et 7.
Arch. Zool. exp. gén., notes et revues, **58**, p. 79-115.
- RACOVITZA G. E. (1923). — Morphologie et morphogénie des pléopodes 1 et 2 des femelles des Asellides.
Arch. Zool. exp. gén., **62**, p. 37-42.
- REIDENBACH J. M. (1963). — Présence d'une nouvelle formation endocrine cérébrale dans la région distale des lobes optiques chez *Idotea* (Isopode Valvifère).
C. R. Acad. Sci., Paris, **257**, p. 2728-2730.
- RÉMY C., VEILLET A. (1961). — Evolution de la glande androgène chez l'Isopode *Anilocra physodes* L.
Bull. Soc. Lorr. Sci., Nancy, **1**, p. 53-80.
- RÉMY P. (1932). — Contribution à l'étude de la faune cavernicole de Lorraine. Les grottes de Sainte-Reine.
Bull. Soc. Hist. nat. Moselle, **33**, p. 17-33.
- RÉMY P. (1941). — Asellotes de Yougoslavie et de Grèce.
Arch. Zool. exp., notes et revue, **82**, p. 1-26.
- ROLAND Ch. (1961). — Contribution à l'étude d'un Décapode nageur *Athyaephyra desmaresti* Millet.
Dipl. Et. Sup. Sci. nat., Fac. Sci., Nancy.
- ROSENSTAEDT B. (1888). — Beiträge zur Kenntnis der Organisation von *Asellus aquaticus* und verwandter Isopoden.
Biol. Zentralbl., **8**, p. 452-462.
- SCHÖBL J. (1880). — Die Fortpflanzung Isopoder Crustaceen.
Arch. mikr. Anat., **17**, p. 128-137.
- SEITZ I. (1954). — Jahreszeitliche Schwankungen im Geschlechtsverhältnis freilebender Populationen von *Asellus aquaticus* L.
Zool. Anz., Dtsch., **153**, p. 269-275.
- SPAETH F. W. (1951). — The influence of Acanthocephalan parasites and radium emanations on the sexual characters of *Hyaella* (Crustacea : Amphipoda).
J. Morph., U. S. A., **88**, p. 361-383.
- SUGIYAMA M. (1933). — The spermatogenesis of *Asellus nipponensis*.
J. Fac. Sci. imper. Univ., Tokyo, **3**, p. 169-176.
- TAKEWAKI K., NAKAMURA N. (1944). — The effects of gonadectomy on the sex characters of *Armadilidium vulgare*, an Isopod Crustacean.
J. Fac. Sci. imp. Univ., Tokyo, **4**, p. 368-382.

- TERFVE O. (1887). — Recherches sur la spermatogenèse chez *Asellus aquaticus*.
Mém. Zool., Bruxelles, Polleunis, Ceuterick et Lefebures, impr., 27 p.
- TINTURIER-HAMELIN E. (1961). — Influence d'une ovariectomie totale sur la formation du marsupium chez *Idotea baltica* (Pallas) (Isopode Valvifère). Recherches préliminaires.
Bull. Soc. linn. Normandie, 2, p. 65-66.
- TRILLES J. P. (1963). — Mise en évidence d'une action du complexe céphalique neurosécrétoire sur la glande androgène et les gonades de *Nerocila orbignyi* (Schioedte et Meinert) (Isopode, Cymothoïdae).
C. R. Acad. Sci., Paris, 257, p. 1811-1812.
- TSCHEWTERIKOFF S. (1911). — Beiträge zur Anatomie de Wasserassel (*Asellus aquaticus* L.).
Bull. Soc. natural., Moscou, N. S. T., 24, p. 377-509.
- TUZET O., BESSIÈRE C. (1951). — Recherches sur la spermatogenèse et les cellules bordantes des follicules et canaux testiculaires des Isopodes.
Ann. Sci. nat. Zool. Fr., 13, p. 453-465.
- UCHIDA T. (1931). — Observations sur le sens de la reconnaissance du sexe chez *Asellus*.
Bull. Soc. Zool. Fr., 55, p. 516-552.
- UNWIN E. E. (1920). — Notes on the reproduction of *Asellus aquaticus* L.
J. Linn. Soc., London, Zool., 34, p. 335-343.
- VAN BENEDEN E. (1869). — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés. I. - Observations sur le développement de l'*Asellus aquaticus*.
Bull. Acad. roy. Belg., 2^e sér., 28, p. 54-87, 232-249.
- VANDEL A. (1924). — Le déterminisme du développement des oostégites des Isopodes et des caractères sexuels secondaires temporaires des Crustacés.
C. R. Acad. Sci., Paris, 178, p. 974-976.
- VANDEL A. (1925). — Recherches sur la sexualité chez des Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres
Bull. Biol. Fr. Belg., 59, p. 317-371.
- VANDEL A. (1926). — La reconnaissance des sexes chez les Aselles.
Bull. Soc. Zool. Fr., 51, p. 163-172.
- VANDEL A. (1936). — Le mode de répartition des sexes chez *Trichoniscus* (*Spiloniscus*) *provisarius*. II. - Femelles deutérogènes et femelles monogènes.
C. R. Acad. Sci., Paris, 203, p. 825-827.
- VANDEL A. (1938). — Les chromosomes des Asellotes.
C. R. Acad. Sci., Paris, 203, p. 621-623.
- VANDEL A. (1938). — Recherches sur la sexualité des Isopodes. III. - Le déterminisme du sexe et de la monogénie chez *Trichoniscus provisorius* Rac.
Bull. Biol. Fr. Belg., 1938, 72, p. 147-186.

- VANDEL A. (1947). — Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes. X. - Etude de garnitures chromosomiques de quelques espèces d'Isopodes marins, dulçaquicoles et terrestres.
Bull. Biol. Fr. Belg., **81**, p. 155 - 176.
- VANDEL A. (1949). — Généralités sur les Arthropodes. In : *Traité de Zoologie*. Publ. s. l. direct. de P. P. GRASSE, **6**, p. 79 - 158.
- VAN DEN BROEK C. J. H., TATES A. D. (1961). — The incorporation of ^{14}C -Adenine in to the oocytes of *Asellus aquaticus* as studied by autoradiography.
Exper. Cell. Research, U. S. A., **24**, p. 201 - 219.
- VAN EMDEN F. (1922). — Zur Kenntnis der Brutpflege von *Asellus aquaticus* nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden.
Arch. f. Naturgesch., **88**, p. 91 - 133.
- VEILLET A. (1945). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Epicarides.
Ann. Inst. Océan., Monaco, **22**, p. 193 - 341.
- VEILLET A. (1958). — Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **27**, p. 200 - 204.
- VEILLET A., GRAF F. (1958). — Développement post-embryonnaire des gonades et de la glande androgène chez le Crustacé Amphipode *Orchestia cavimana* Heller.
C. R. Acad. Sci., Paris, **246**, p. 3188 - 3191.
- VEILLET A., GRAF F. (1959). — Dégénérescence de la glande androgène des Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales.
Bull. Soc. Sci., Nancy, **18**, p. 123 - 127.
- VERNET-CORNUBERT G. (1957). — Existence de caractères sexuels périodiques chez certains Décapodes Reptantia : *Dromia vulgaris* (Fabricius) et *Pilumnus hirtellus* (Linné).
Bull. Inst. Océan., Monaco, **54**, n° 1109, 14 p.
- VERNET-CORNUBERT G. (1958). — Recherches sur la sexualité du Crabe *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius).
Arch. Zool. exp. gén., **96**, p. 101 - 276.
- VERNET-CORNUBERT G. (1962). — Etude comparée des effets provoqués par la régénération intensive et l'ablation des pédoncules oculaires sur la mue et la croissance de *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.).
C. R. Acad. Sci., Paris, **235**, p. 2015 - 2017.
- VERNET-CORNUBERT G., DEMEUSY N. (1955). — Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur les caractères sexuels externes des femelles pubères de *Carcinus maenas* et de *Pachygrapsus marmoratus*.
C. R. Acad. Sci., Paris, **240**, p. 360 - 361.
- VERRIER M. L. (1932). — Forme, habitat et comportement de quelques Isopodes.
Bull. Biol. Fr. Belg., **66**, p. 200 - 232.

- VITAGLIANO-TADINI G. (1954). — Monogenia ed ermafroditismo in *Asellus aquaticus*.
Caryologia 6 suppl. *Atti IX Congr. intern. génétique*, **2**, p. 953-957.
- VITAGLIANO-TADINI G. (1956). — Differenziamento sessuale delle gonadi in *Asellus aquaticus* L.
Boll. Zool., Ital., **23**, p. 709-719.
- VITAGLIANO-TADINI G. (1958 a). — Indagini sulle variazioni del rapporto sessi in *Asellus aquaticus*.
Acc. Naz. Lincei, Rome, sér. 8, **24**, p. 335-341.
- VITAGLIANO-TADINI G. (1958 b). — Il probabile significato biologico della monogenia.
Acc. Naz. Lincei, Rome, sér. 8, **24**, p. 562-566.
- VITAGLIANO-TADINI G. (1961). — Indagini sugli ibridi intraspecifici in *Asellus aquaticus*.
Acc. Naz. Lincei, Rome, sér. 8, p. 257-260.
- VITAGLIANO-TADINI G., SOLIMA A. (1955). — Cellules follicolari in relazione con la spermatogenesi in *Armadillidium depressum*.
Boll. Zool., Ital., **22**, p. 17-41.
- VIVIER P. (1946). — La vie dans les eaux douces.
Que sais-je ? n° 233, Paris, *Presses univ. Fr.*, 128 p.
- WOLFF T (1962). — Galatea report.
Copenhagen, *Danish Sciences Press L. T. D.*, **6**.
- ZENKER D. (1854). — Ueber *Asellus aquaticus*. In : *Anat. system. Studien über Crustacea*.
Arch. f. Naturg., **20**, p. 103-107.
- YAMAMOTO Y., 1955. — Effect of Ovariectomy on the sinus gland of the Isopod Crustacean *Armadillidium vulgare*.
Ann. Zool. Jap., **28**, p. 92-99.
- ZIMMER C. (1927). — In : « *Handbuch der Zoologie* », sous la direction de W. KURENTHAL.
Crustacea - Isopoda, **3**, p. 698-766.
Walter de Gruyter et C°, édit., Berlin.
-

VU ET APPROUVÉ :

Nancy, le 27 mai 1964.

*Le Doyen de la Faculté des Sciences
de Nancy,*

J. AUBRY.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Nancy, le 29 mai 1964.

*Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,*

P. IMBS.

